

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUIMICAS Y FARMACIA

**ANÁLISIS DE NICHOS TRÓFICOS DE LA COMUNIDAD DE
MURCIÉLAGOS (MAMMALIA: CHIROPTERA) DEL PARQUE
NACIONAL LAGUNA LACHUÁ: UN ENFOQUE ECOMORFOLÓGICO**

LUIS ALFREDO TRUJILLO SOSA

BIÓLOGO

GUATEMALA, NOVIEMBRE DE 2013

**UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUIMICAS Y FARMACIA**

**ANÁLISIS DE NICHOS TRÓFICOS DE LA COMUNIDAD DE
MURCIÉLAGOS (MAMMALIA: CHIROPTERA) DEL PARQUE
NACIONAL LAGUNA LACHUÁ: UN ENFOQUE ECOMORFOLÓGICO**

INFORME DE TESIS

PRESENTADO POR

LUIS ALFREDO TRUJILLO SOSA

PARA OPTAR AL TÍTULO DE

BIÓLOGO

GUATEMALA, NOVIEMBRE DE 2013

JUNTA DIRECTIVA

| | |
|--|------------|
| Óscar Cobar Pinto, Ph.D. | Decano |
| Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A. | Secretario |
| Licda. Liliana Vides de Urizar | Vocal I |
| Dr. Sergio Alejandro Melgar Valladares | Vocal II |
| Lic. Rodrigo José Vargas Rosales | Vocal III |
| Br. Faiver Manuel de León Mayorga | Vocal IV |
| Br. Maily Graciela Córdova Audón | Vocal V |

“Cada vez que un hombre se propone aprender debe de laborar arduamente y los límites de su aprendizaje están determinados por su propia naturaleza, por tanto, no tiene objeto hablar del conocimiento. Los temores son naturales todos lo sentimos y no podemos evitarlo, pero por otra parte, pese a lo atemorizante que pueda ser aprender, es más terrible pensar en un hombre sin conocimiento”.

Carlos Castañeda

Las enseñanzas de don Juan

DEDICATORIA

Tesis que dedico a mis queridos padres, Roni Landelino Trujillo León y Alba Marisela Sosa Ordóñez; a Rony Estuardo Trujillo Sosa, mi hermano; a Raiza Barahona Fong, mi compañera; y los murciélagos de Guatemala.

AGRADECIMIENTOS

A Jorge Erwin López, por toda la asesoría brindada durante la realización del presente trabajo.

A Javier Rivas, por las oportunas observaciones y correcciones realizadas al presente documento.

A todas las personas que colaboraron durante el trabajo de campo, en especial a Ricardo Gordillo, Elida Leiva, Oto Muñoz y Cristian Kraker.

A las autoridades del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) y Consejo Nacional de Áreas Protegidas (CONAP) por otorgar el permiso de Investigación N. 048/2012.

A las personas que dedican su tiempo y energía al Parque Nacional Laguna Lachuá, en especial a Romeo Palacios, Manuel López, Fermín Ayala, Erick Cornel, Lorenzo Cornel, Alberto Cucul, Paulino Baleu, Pedro Oxom, Arnulfo Chen, Carlos Coy, Conrado Chamale, Luis Pizza, Alfredo Saguí, Juan Cucul, Benjamín, Kaal, Augusto Oxom, Ernesto Ac, Enrique Chu, Hermógenes Sacrab, Oscar Chú, Estevan Ac y César Pacay.

A Samanta Orellana por su ayuda en la identificación taxonómica de los restos de invertebrados encontrados en las heces de los murciélagos insectívoros. A Rosa Sunum, por su colaboración y facilitación de la revisión de la colección de semillas del jardín botánico. A Roxanda López del herbario USCG por permitirme utilizar el equipo de microscopía del laboratorio de Macrohongos. A Karla del Cid, por su colaboración en la revisión de las muestras de polen.

A Cristian Kraker y Julio Cesar Bracamonte por compartir gran parte de la literatura consultada.

A IDEA WILD por la donación de libros y equipo de trabajo.

Índice

| | |
|---|----|
| 1. Resumen..... | 1 |
| 2. Introducción..... | 2 |
| 3. Antecedentes..... | 3 |
| 3.1. Parque Nacional Laguna Lachúa..... | 3 |
| 3.1.1. Localización..... | 3 |
| 3.1.2. Condiciones climáticas..... | 3 |
| 3.1.3. Vegetación..... | 3 |
| 3.1.4. Fauna..... | 4 |
| 3.2. Orden Chiroptera..... | 4 |
| 3.2.1. Generalidades..... | 4 |
| 3.2.2. Morfología..... | 5 |
| 3.2.3. Morfología alar..... | 6 |
| 3.2.4. Dieta..... | 6 |
| 3.2.4.1. Insectívoros..... | 6 |
| 3.2.4.2. Frugívoros..... | 7 |
| 3.2.4.3. Nectarívoros..... | 8 |
| 3.2.4.4. Carnívoros..... | 9 |
| 3.2.4.5. Hematófagos..... | 9 |
| 3.3. Comunidades..... | 9 |
| 3.3.1. Generalidades..... | 9 |
| 3.3.2. Comunidades de murciélagos..... | 10 |
| 3.3.2.1. Estudios en Guatemala..... | 11 |
| 3.3.3. Estructura de la comunidad..... | 12 |
| 3.3.3.1. Estructura ecomorfológica de la comunidad..... | 12 |

| | |
|--|----|
| 3.4. Nicho ecológico..... | 13 |
| 3.4.1. Generalidades..... | 13 |
| 3.4.2. Análisis de nicho..... | 14 |
| 3.4.3. Competencia y coexistencia..... | 15 |
| 3.5. Ecomorfología..... | 17 |
| 3.5.1. Generalidades..... | 17 |
| 3.5.2. Ecomorfología de murciélagos..... | 18 |
| 3.5.2.1. Morfología alar..... | 18 |
| 3.5.2.2. Tamaño..... | 19 |
| 3.5.2.3. Forma..... | 19 |
| 3.5.2.4. Maniobrabilidad y agilidad..... | 20 |
| 3.5.2.5. Ecomorfología del vuelo..... | 20 |
| 4. Justificación..... | 22 |
| 5. Objetivos..... | 23 |
| 5.1. General..... | 23 |
| 5.2. Específicos..... | 23 |
| 6. Hipótesis..... | 24 |
| 7. Materiales y métodos..... | 25 |
| 7.1. Universo..... | 25 |
| 7.1.1. Población..... | 25 |
| 7.1.2. Muestra..... | 25 |
| 7.2. Materiales..... | 25 |
| 7.2.1. Equipo..... | 25 |
| 7.2.2. Reactivos..... | 26 |
| 7.2.3. Material de apoyo..... | 26 |

| | |
|--|----|
| 7.3. Métodos..... | 27 |
| 7.3.1. Área de estudio..... | 27 |
| 7.3.2. Captura de murciélagos..... | 28 |
| 7.3.3. Colecta de muestras..... | 28 |
| 7.3.3.1. Colecta de semillas..... | 28 |
| 7.3.3.2. Colecta de polen..... | 29 |
| 7.3.3.3. Colecta de restos de invertebrados..... | 29 |
| 7.3.3.4. Medidas morfológicas..... | 29 |
| 7.4. Análisis de datos..... | 31 |
| 7.4.1. Captura de murciélagos..... | 31 |
| 7.4.2. Análisis de dieta..... | 32 |
| 7.4.3. Análisis de la morfología..... | 32 |
| 7.4.4. Análisis ecomorfológico..... | 33 |
| 8. Resultados..... | 34 |
| 8.1. Composición de la comunidad de murciélagos..... | 34 |
| 8.2. Curva de acumulación de especies..... | 36 |
| 8.3. Hábitos alimentarios..... | 38 |
| 8.4. Frugívoros..... | 38 |
| 8.4.1. Amplitud de nicho de frugívoros..... | 40 |
| 8.4.2. Traslape de nicho de frugívoros..... | 41 |
| 8.5. Insectívoros..... | 42 |
| 8.5.1. Amplitud de nicho de insectívoros..... | 43 |
| 8.5.2. Traslape de nicho de insectívoros..... | 44 |
| 8.6. Carnívoros..... | 44 |
| 8.7. Morfología alar..... | 45 |

| | |
|--|----|
| 8.8. Análisis de componentes principales..... | 46 |
| 8.9. Ecomorfología..... | 48 |
| 8.10. Estrategias de forrajeo..... | 48 |
| 8.11. Análisis de correspondencia canónico..... | 50 |
| 8.11.1. Frugívoros..... | 50 |
| 8.11.2. Insectívoros..... | 52 |
| 8.12. Estructura trófica de la comunidad de murciélagos..... | 54 |
| 9. Discusión..... | 55 |
| 9.1. Composición de la comunidad de murciélagos..... | 55 |
| 9.2. Hábitos alimentarios..... | 57 |
| 9.3. Frugívoros..... | 57 |
| 9.4. Insectívoros..... | 59 |
| 9.5. Carnívoros..... | 60 |
| 9.6. Morfología alar..... | 61 |
| 9.7. Ecomorfología..... | 62 |
| 9.8. Estructura trófica de la comunidad de murciélagos..... | 63 |
| 9.9. Patrones de coexistencia entre especies..... | 64 |
| 10. Conclusiones..... | 65 |
| 11. Recomendaciones..... | 66 |
| 12. Bibliografía..... | 67 |
| 13. Anexos..... | 80 |

1. Resumen

Una forma de clasificar y describir la estructura trófica de una comunidad de murciélagos es mediante la identificación de grupos de especies definidos en base a los patrones de obtención y utilización del recurso trófico. Se documentó 24 especies de murciélagos en el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL), Cobán, Alta Verapaz, correspondientes al 84% de la asíntota estimada (28.45 especies) mediante el modelo asíntótico de Clench. No se documentó el consumo de recurso alimentario de tres especies, por lo que únicamente se relacionó la morfología alar y los ítems de dieta consumidos de 21 especies con el fin de explorar las relaciones morfológicas y ecológicas dentro del ensamble. Si bien los parámetros alares permiten predecir las capacidades de búsqueda y recolección del alimento no explican el patrón de utilización de los recursos por parte de las diferentes especies de murciélagos del PNLL, esto debido a que los resultados de la prueba de permutación del análisis de correspondencia canónico (ACC alfa = 0.05) para los murciélagos frugívoros e insectívoros indican que la morfología alar no se relaciona de manera lineal con la dieta de las especies. Se agruparon las especies en cuatro gremios funcionales basados en el análisis de componentes principales de los parámetros alares (carga alar, relación de forma e índice de la forma de la punta alar (ACP 83.87 %) y la dieta: insectívoros aéreos de espacios cerrados (4 especies), insectívoros acechadores (4 especies), carnívoros (1 especie) y frugívoros (12 especies). La repartición del recurso trófico en las especies frugívoras esta dado principalmente por el consumo de alimentos, todas las especies de este gremio poseen capacidades y características similares de vuelo con leves diferencias en la velocidad y maniobrabilidad. La mayoría de las especies se alimentó de cuatro géneros de plantas: *Piper*, *Ficus*, *Cecropia* y *Vismia*. El consumo de frutos reveló un grupo de especies que se alimentó principalmente de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* (≥ 0.44) y otro grupo de especies que se alimentó principalmente de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (≥ 0.5). En contraste, la repartición del recurso trófico en las especies insectívoras está dado por la estrategia de forrajeo. La mayoría de las especies se alimentó principalmente de coleópteros (≥ 0.6), complementando su dieta con otros elementos menos comunes. Los resultados sugieren que diferentes estrategias de forrajeo y la selectividad trófica permiten la coexistencia entre especies y juegan un papel importante en la estructuración de las comunidades de murciélagos.

2. Introducción

La estructura de una comunidad está influenciada por todas las diferentes vías mediante las cuales los organismos de dicha comunidad se relacionan e interactúan entre ellos, y por las propiedades que emergen de dichas interacciones; diversidad de especies, abundancia relativa, estructura trófica y flujo de energía, son algunas de ellas. En la práctica, es imposible estudiar a las comunidades completas, por lo que estas se dividen en grupos de comunidades delimitadas taxonómicamente, por ejemplo, comunidades de peces, comunidades de aves, comunidades de lagartijas, etc. (Pianka 1973, p. 53). El presente trabajo se enfoca en la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL).

La región neotropical tiene la mayor riqueza de especies de murciélagos en el mundo. En Guatemala se ha descrito que 97 especies de murciélagos habitan en su territorio, lo cual consiste en alrededor del 50% de la fauna de mamíferos reportados para el país (McCarthy y Pérez 2006, p.625; Pérez, López y McCarthy 2012, p. 1106). Esta asombrosa diversidad de especies se ve reflejada en comunidades tróficamente diversas, incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre (Fenton, Acharya, Audet, Hickey, Merriman, Obrist y Syme 1992, P.440). Las peculiares características de las comunidades de murciélagos neotropicales han sido el motivo por el cual numerosos investigadores se han centrado en evaluar los aspectos que regulan la coexistencia de las especies dentro de una comunidad (Arita, 1997, p. 83-97; Kalko 1998, p. 281-297; Sampaio, Kalko, Bernard, Rodríguez y Handley 2003, p. 17-31; Fleming 1986, p. 135-150; Aguirre 2002, p. 775-784), sin embargo, la manera en cómo los diferentes factores influyen en las relaciones interespecíficas aún no se encuentra totalmente clara.

La presente investigación se centró en evaluar los patrones de utilización del recurso trófico por parte de un ensamble de 21 especies de murciélagos que habitan en el PNLL. Se identificó diferentes gremios funcionales a través del análisis de la morfología alar y sus implicaciones en la estrategia de forrajeo y la selectividad trófica por parte de las diferentes especies de murciélagos. Se determinó que las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica tienen fuertes implicaciones en la estructura trófica de la comunidad de murciélagos del PNLL.

3. Antecedentes

3.1. Parque Nacional Laguna Lachuá

3.1.1. Localización

El Parque Nacional Laguna Lachuá –PNLL- se encuentra en el municipio de Cobán, departamento de Alta Verapaz, es una de las 120 áreas protegidas del SIGAP y se constituye en el único remanente protegido de los ecosistemas naturales que existieron previos al proceso de colonización de tierras de los años ‘70s en la región de la Franja Transversal de Norte. Tiene una extensión aproximada de 14,500 hectáreas, en la que se encuentran diversos ecosistemas acuáticos y terrestres en convivencia con agroecosistemas construidos por los pobladores de la zona (INAB, UICN, CONAP y MAGA, 2004, p.1).

3.1.2. Condiciones Climáticas

La precipitación anual promedio reportada para el área es de 3300 mm, los reportes indican que las lluvias se registran todo el año. Los meses de mayor precipitación van de junio a noviembre, la menor precipitación (estación seca) se registra en los meses de febrero a abril. La humedad va de 90 a 95 % y la temperatura promedio es de 30 °C, temperatura máxima 41 °C y mínima 15°C (MAGA y CATIE- ESPREDE, 2001; INAB y otros, 2004, p.8).

3.1.3. Vegetación

El PNLL está cubierto de un tipo de bosque latifoliado que es característico de regiones ubicadas a latitudes bajas, está formado por especies de hojas anchas como el cedro (*Cedrela odorata*), caoba (*Swietenia macrophylla*), danto (*Vateria sp.*), zapote (*Achras zapote*), pimiento (*Pimenta dioica*), tamarindo (*Dialium guianensis*), santa maría (*Calophyllum brasiliense*), canchan (*Terminalia amazonia*), san juan (*Vochyisia guatemalensis*), ceiba (*Ceiba pentandra*), entre otros (Avila 2004, p.14).

Castañeda en (1997) reporta 76 familias de plantas que comprenden 224 especies, de las cuales 107 son árboles, 37 arbustos, 33 hierbas, 31 epífitas, 9 enredaderas o bejucos, 2 árboles parásitos, una hierba parásita y 4 hierbas enredaderas. De las 76 familias reportadas, las mejor representadas en número de especies son: Orchidiaceae (17), Arecaceae (13), Fabaceae (10), Rubiaceae (10), Moraceae (9) y Melastomataceae (8) (INAB y otros, 2004, p.11).

3.1.4. Fauna

El PNLL es un área de importancia en términos de diversidad faunística para el país. Para la región se reportan 130 especies de mamíferos, 177 especies de aves, 101 especies de mariposas, un aproximado de 34 especies de peces que habitan en la laguna y del 15 - 20 % de los anfibios y reptiles descritos para el país. En el parque y su zona de influencia se encuentran especies de distribución restringidas tales como el cocodrilo moreleti (*Crocodylus moreletti*) y el mono aullador negro o saraguate (*Alouatta pigra*) (INAB y otros, 2004, p.12).

3.2. Orden Chiroptera

3.2.1. Generalidades

Los murciélagos son el segundo grupo de mamíferos más diverso de la tierra con alrededor de 1,116 especies distribuidas en 18 familias y 202 géneros, representando el 21% de las especies de mamíferos descritas (Simmons y Geisler 1998, p. 136; Simmons 2005, p.312). De las más de mil especies de murciélagos 97 habitan en Guatemala, representando el 50% de la fauna de mamíferos reportada para el país (McCarthy y Pérez 2006, p.625; Pérez y otros 2012, p. 1106).

Los murciélagos habitan en todo el mundo, con excepción de las regiones polares y de las zonas más altas (Vaughan 1986, p. 99). Esto quiere decir que se encuentran en todos los ecosistemas, desde bosques templados, bosques tropicales secos y lluviosos, zonas desérticas, matorrales xerófilos, bosques mesófilos de montaña, pastizales, entre otros (Vaughan 1986, p. 99). Esta amplia distribución se ve reflejada en una alta diversidad de formas, dieta, estrategias de forrajeo, estrategias de vuelo, ecología sensorial, hábitos de refugio, patrones de migración e

hibernación, comportamiento social, estrategias de vida y ecología reproductiva (Simmons y Conway 2003, p. 493).

3.2.2. Morfología

Los murciélagos son los únicos mamíferos realmente voladores, su plano corporal presenta una serie de características que les confiere la posibilidad de volar. Sus alas están formadas principalmente por la elongación del radio, metacarpos y falanges del II al V dígito (Gardner 2007, p. 187). Otras adaptaciones morfológicas para el vuelo incluyen el aligeramiento del cráneo y del esqueleto post-craneal; la reducción de la ulna (cubito); modificaciones de la cintura escapular; fusión de las vértebras torácicas, costillas y el esternón; y el desarrollo de una quilla en el esternón (Gardner 2007, p. 187; Vaughan 1986, p. 100-102).

No todas las adaptaciones corporales están ligadas propiamente al vuelo, modificaciones de la cintura pélvica parecen estar relacionadas a la postura de descanso en los refugios, a la maniobrabilidad en el vuelo y a la maniobrabilidad cuando están en movimiento en algún substrato (Gardner 2007, p. 187). Las extremidades posteriores están giradas 180° sus rodillas se doblan en dirección opuesta a la de los demás mamíferos. La dirección de la rotación de los fémures sirve para suspender al animal patas arriba mientras cuelga de algún substrato horizontal y para direccionar el vuelo. La fíbula suele estar reducida y por lo general se presenta como soporte para el uropatagio, el hueso calcáneo (Vaughan 1986, p. 100). El desarrollo y especialización de los pulgares, pies y cola son adaptaciones que facilitan características específicas del vuelo, la colecta de alimento y el uso de refugios con características específicas (Gardner 2007, p. 187).

3.2.3. Morfología alar

Los huesos del brazo y la mano (con excepción del pulgar) son muy largos y delgados, el radio, los metacarpos y las falanges del II al V dígito se encuentran alargados y están unidos entre sí por una membrana de vuelo formada por una doble capa de piel que se extiende desde el cuerpo a las extremidades (Gardner 2007, p. 187; Vaughan 1986, p. 100). Las membranas de vuelo

incluyen al **propatagio** el cual se extiende desde el brazo hasta el músculo occipitopolical y el I dígito; el **quiropatagio** o **dactilopatagio** conecta los metacarpos y las falanges; el **plagiopatagio** se extiende desde un lado del cuerpo (en algunas especies desde el dorso) y las extremidades posteriores hasta el brazo y el V dígito; y el **uropatagio**, que se extiende de las extremidades posteriores a la cola, este varía dependiendo del taxa y puede estar ausente, reducido y extenso al grado de sobrepasar en gran medida los pies (Gardner 2007, p. 187; Vaughan 1986, p. 100).

3.2.4. Dieta

Los murciélagos neotropicales son tróficamente diversos incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre (Fenton y otros 1992, P.440). Esta amplia variedad de recursos explotados por parte de los murciélagos permite clasificarlos en función del alimento que consumen. Insectívoros, frugívoros, nectarívoros, carnívoros, piscívoros, omnívoros y hematófagos son algunas de las categorías identificadas.

3.2.4.1. Insectívoros

Pequeños artrópodos e insectos son el principal recurso consumido por los murciélagos. Aproximadamente el 70% de murciélagos existentes son insectívoros (Jones y Rydell 2003, p. 301). En el neotrópico los murciélagos insectívoros están representados por las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Phyllostomidae (Phyllostominae), Natalidae, Furipteridae, Thyropteridae, Vespertilionidae y Molossidae (Reid 2009, p. 72-176).

Los murciélagos insectívoros usualmente se clasifican por su estrategia de forrajeo en insectívoros aéreos y "gleaners" o acechadores. Los insectívoros aéreos son aquellos que capturan los insectos con el patagio durante el vuelo; y los acechadores son aquellos de vuelo lento que recogen a sus presas del algún substrato (Patterson, Willig y Stevens 2003, p. 542).

Los murciélagos consumen una alta diversidad de insectos, se alimentan desde dípteros de aproximadamente 4 mm hasta coleópteros que sobrepasan los 5 cm (Jones y Rydell 2003, p. 302). Los principales órdenes que se han reportado en la dieta de los murciélagos insectívoros

son los siguientes: Lepidoptera, Diptera, Coleoptera, Homoptera, Orthoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Plecoptera, Neuroptera y Trichoptera (Whitaker, McCracken y Siemers 2009, p. 582-583; Humphrey, Bonaccorso y Zinn 1983, p. 290; Jones y Rydell 2003, p. 302-304).

Se estima que en una noche un murciélago promedio puede consumir del 25% al 50% de su peso corporal en insectos y una hembra lactante puede consumir del 70% a más del 100% de su peso corporal en insectos (Cleveland, Betke, Federico, Frank, Hallam, Horn, López, McCracken, Medellín, Moreno, Sansone, Westbroock y Kunz 2006, p. 302; Kunz, Braun, Bauer, Lobova y Flemming 2011, p. 6). Esta magnífica capacidad de depredar representa un impacto significativo en el control de las poblaciones de insectos (Cleveland y otros 2006, p. 301; Kunz y otros 2011, p. 6; Williams, Perfecto y Vandermeer 2008, p. 1).

3.2.4.2. Frugívoros

Los murciélagos asociados a la frugivoría en el neotropico pertenecen a la familia Phyllostomidae (Stenodermatinae; Carollinae), 22 de los 56 géneros (aproximadamente 96 de las 173 especies) descritos para la familia se alimentan de frutos (Reid 2009, p. 117-140). Los murciélagos han compartido una larga historia evolutiva con plantas con dispersión endozoocora. En el neotrópico, los frutos de numerosas plantas presentan características que atraen a los murciélagos; el olor, color y la exposición del fruto son algunas de ellas (Hodgkison, Zubaid y Kunz, 2003, p. 492). López y Vaughan (2004), describen esta interacción como una asociación mutualista; los murciélagos obtienen nutrientes de los frutos y las plantas obtienen movilidad.

Los murciélagos consumen una alta diversidad de frutos, las principales familias que se han reportado en la dieta de los murciélagos frugívoros son las siguientes: Araceae, Sapotaceae, Clusiaceae Piperaceae, Solanaceae, Cecropiaceae, Moraceae, Hypericaceae Muntingiaceae, Melastomataceae, Boraginaceae, Myrtaceae, Meliaceae, Arecaceae, Rubiaceae, Anacardiaceae, Annonaceae, entre otras (Kunz y otros 2011, p. 16-20; Galindo 1998, p. 63).

En ambientes tropicales, es bien conocido el papel de los murciélagos como dispersores de semillas, actividad que permite que los bosques tropicales se regeneren después de haber sido

alterados o talados (Galindo 1998, p. 66-70). En un área en regeneración los murciélagos pueden depositar en promedio 3.2 semillas / m² / noche (32,000 semillas / ha / noche) (Medellín y Gaona 1999, p. 480). Una vez que el bosque se encuentre en recuperación, su apariencia se debe en gran medida a la actividad de los murciélagos (Galindo 1998, p. 66-70).

3.2.4.3. Nectarívoros

Los murciélagos asociados a la nectarivoría en el neotrópico pertenecen a la familia Phyllostomidae (Glossophaginae), 13 de los 56 géneros (aproximadamente 33 de las 173 especies) consumen néctar como parte de su dieta primaria (Reid 2009, p. 105-116). Un gran número de plantas neotropicales presentan síndrome de polinización quiropterofilo el cual es caracterizado por presentar flores con anthesis nocturna (usualmente limitada a una sola noche), alta producción de néctar y polen, periantos blanquecinos, olores desagradables característicos y una libre exposición en la planta (Helvesen y Winter 2003, p. 346; Fleming, Geiselman y Kress 2009, p. 4).

Los murciélagos son importantes polinizadores de un gran número de plantas en el neotropico (Kunz y otros 2011, p. 16-20) Entre las principales familias de plantas que se han reportado en la dieta de los murciélagos nectarívoros se encuentran las siguientes: Bombacaceae, Cactaceae, Fabaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Rosaceae, Solanaceae, Rubiaceae, Caesalpinaceae, Sapotaceae, Bromeliaceae, Musaceae, Campanulaceae, Marcgraviaceae, Gesneriaceae, Agavaceae entre otras (Arias, Cadenillas y Pacheco 2009, p. 189; Kunz y otros 2011, p. 16-20; Fleming y otros 2009, p. 10-11).

Los murciélagos nectarívoros proveen importantes servicios a las plantas que visitan, contribuyen en el transporte de grandes cantidades de diferentes genotipos de polen a los estigmas de plantas que se encuentran a largas distancias (Fleming y otros 2009, p. 1). Esta movilización de los gametos contribuye en el mantenimiento de la diversidad genética de las poblaciones de plantas (Fleming y otros 2009, p. 1).

3.2.4.4. Carnívoros

Los murciélagos que se alimentan de vertebrados se pueden clasificar en carnívoros y piscívoros. Los carnívoros son aquellos que se alimentan de pequeños vertebrados terrestres como ranas, aves, lagartijas y otros murciélagos; los piscívoros son aquellos que su dieta primaria se basa en el consumo de peces (Patterson y otros 2003, p. 546). Cabe resaltar que ambos grupos complementan su dieta con artrópodos (Patterson y otros 2003, p. 546).

En el neotrópico los murciélagos que consumen vertebrados terrestres pertenecen a la familia Phyllostomidae (Phyllostominae) y los murciélagos asociados al consumo de peces pertenecen a la familia Noctilionidae (Reid 2009, p. 81-105).

3.2.4.5. Hematófagos

Los murciélagos asociados al consumo de sangre pertenecen a la familia Phyllostomidae (Desmodontinae), 3 de los 56 géneros (3 de las 173 especies) consumen sangre como su dieta primaria (Reid 2009, p. 141-144). El consumo de sangre es la dieta más especializada exhibida por los murciélagos (Patterson y otros 2003, p. 546; Voigt y Kelm 2006, p. 1). Toda una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas permiten a los murciélagos explotar este recurso (Patterson y otros 2003, p. 546).

3.3. Comunidades

3.3.1. Generalidades

En la naturaleza, áreas de tierra y volúmenes de aire y agua contienen ensambles de diferentes especies, estas se encuentran en diferentes proporciones y desempeñan diferentes funciones. Una comunidad se puede definir como un *ensamble de poblaciones de especies que ocurren en el espacio y el tiempo* (Begon y otros 2006, p. 469). Una comunidad representa un nivel de organización jerárquico y está constituida por la suma de las propiedades de los individuos y sus interacciones (Begon y otros 2006, p. 467). Organismos de la misma especie y de diferentes

especies interactúan entre ellos en procesos de mutualismo, parasitismo, competencia y predación; una comunidad está determinada más por las interacciones que por la suma de las especies que la constituyen (Begon y otros 2006, p. 469).

Los ecólogos utilizan su conocimiento acerca de las interacciones entre organismos para intentar explicar el comportamiento y la estructura de toda una comunidad. La ecología de comunidades es el estudio de los patrones de comportamiento y estructura de los ensambles de múltiples especies. Los ecólogos de comunidades se interesan en cómo se distribuyen los grupos de especies y como esta distribución se encuentra afectada por los factores bióticos y abióticos del medio (Begon y otros 2006, p. 467). En términos muy generales, las especies que se ensamblan para formar una comunidad están determinadas por tres factores: 1. Limitaciones de dispersión. 2. Limitaciones ambientales. 3. Dinámica interna (Begon y otros 2006, p. 469).

Una manera de caracterizar una comunidad de manera parcial es contando o enumerando las especies presentes en el área. Aparentemente, este es un procedimiento sencillo que permite describir y comparar comunidades en función de la riqueza de especies. Sin embargo, en la práctica se complica debido a problemas taxonómicos, además, por lo general, solo una parte de la muestra de los organismos de un área puede ser contada. En este sentido, el número de especies registradas depende del esfuerzo de muestreo realizado, o del volumen de hábitat que ha sido explorado (Begon y otros 2006, p. 470-471).

3.3.2. Comunidades de Murciélagos

La enorme diversidad exhibida por los murciélagos, así como la gran gama de interacciones y manera de utilizar los recursos por parte de este grupo, ha despertado el interés de numerosos investigadores por analizar la estructura de las comunidades y entender los mecanismos que regulan dicha estructura en diferentes localidades del mundo (Torres 2005, p.12).

Una gran cantidad de estudios de comunidades de murciélagos han basado su análisis en el agrupamiento de especies en gremios o grupos tróficos, demostrando que la heterogeneidad del hábitat y la repartición del recurso son los principales factores en la estructuración de las

comunidades (Arita, 1997, p. 83-97; Kalko 1998, p. 281-297; Willig 1986, p. 151-168; Sampaio y otros 2003, p. 17-31; Fleming 1986 (a), p. 135-150; Aguirre 2002, p. 775-784). Al agrupar a los murciélagos en gremios tróficos se puede realizar análisis de similitud de uso de recursos para evaluar el grado de traslape o solapamiento entre especies, asumiendo que las especies que presentan similitudes en el uso de los recursos presentan una mayor interacción entre ellas que con el resto de la comunidad (Humphrey y otros 1983, p. 284).

Otro enfoque en el estudio de las comunidades de murciélagos ha sido analizar el espacio morfológico de las especies para realizar inferencias acerca del espacio ecológico que ocupan en su hábitat, basado en la idea de que el fenotipo provee información útil acerca de las interacciones entre los organismos y el medio (Aguirre, Herrel, Damme y Matthysen 2002, p. 1271-1278; Aguirre, Herrel, Damme y Matthysen 2003, p. 201-212; Aldridge y Rautenbach 1987, p. 763-778; Obeso 1987, p. 107; Ricklefs y Travis 1980, p. 322; Dietz, Dietz y Siemers 2006, p. 1241; Saunders y Barklay 1992, p. 1335-1336; Cochran y Winemiller 2010, p. 144).

3.3.2.1. Estudios en Guatemala

En Guatemala, son pocos los esfuerzos sistemáticos que se han realizado para generar información acerca de los murciélagos. La Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC) y la Universidad del Valle de Guatemala (UVG) han liderado los procesos de investigación de este taxón en el país. López (1992) a través de su tesis de licenciatura produjo uno de los primeros trabajos acerca de comunidades de murciélagos en el territorio guatemalteco, comparando la diversidad altitudinal de filostómidos en los volcanes Zunil y Santo Tomás Pecul, Quetzaltenango. Posteriormente se produjeron nuevos esfuerzos acerca de ecología de murciélagos con las tesis de licenciatura de Valle (1997) y Rodríguez (2000), quienes realizaron estudios de la distribución de las comunidades de murciélagos en la Sierra de la Minas e Izabal respectivamente. Recientemente han surgido nuevas contribuciones, la tesis de licenciatura de Cajas (2005) quien estudio el polen transportado en el pelo de murciélagos nectarívoros en cuatro bosques secos; Lou & Yurrita (2005) realizaron un análisis de la dieta de murciélagos frugívoros en Yaxhá, Petén; y Kraker (2008) quien comparó la dieta de dos murciélagos filostómidos en Guatemala.

3.3.3. Estructura de la Comunidad

La estructura de una comunidad está representada por la distribución de las especies, su abundancia y las similitudes y diferencias en los patrones de utilización del recurso por parte de las especies que integran la comunidad (Begon y otros 2006, p. 470-471). En este sentido, determinar la estructura de la comunidad consiste en separar a las especies en grupos basados en la utilización de los recursos y analizar la estructura consiste en explorar las diferencias entre las especies de cada grupo (López 2001, p.13).

Durante muchos años ha existido la intriga acerca de cuáles son los procesos o factores que determinan el equilibrio y la estructura de una comunidad, la discusión se ha dividido en dos posturas: 1. La estructura de una comunidad es primordialmente el resultado de procesos determinísticos; las interacciones de mutualismo, parasitismo, competencia y predación son los principales responsables de la organización de una comunidad. 2. La estructura de la comunidad es el resultado de procesos estocásticos; eventos y elementos aleatorios moldean la comunidad (Patterson y otros 2003, p. 555; Pianka 1973, p. 53-54; Hutchinson 1959, p. 150-151; Fleming 1986, p. 135)

3.3.3.1. Estructura Ecomorfológica de la Comunidad

Si la morfología de las especies evolucionó a consecuencia de la selección natural, las diferencias en tamaño y forma deben de ser adaptativas en relación a su función ecológica (Swartz, Freeman y Stockwell 2003, p. 257; Patterson y otros 2003, p. 561). La morfología se puede cuantificar de una manera más fácil que algunas medidas ecológicas directas, como el poder reproductivo, el estrés reproductivo y el traslape ecológico. Además, es posible utilizar análisis estadísticos robustos para analizar los caracteres morfológicos debido a que luego de transformar los datos a su forma logarítmica (log), estos presentan una distribución normal y una varianza homogénea (Patterson y otros 2003, p. 561).

La variación morfológica usualmente provee una visión considerable acerca de las variaciones ecológicas dentro y entre las especies en general (Ricklefs, Cochran y Pianka 1981, p. 1471-1483; Cochran y Winemiller 2010, p. 143-152; Obeso 1987, p. 107-119; Ricklefs y Travis 1980, p. 321-338) y de los murciélagos en particular (Aguirre y otros 2002, p. 1271-1278; Aguirre y otros 2003, p. 201-212; Norberg y Rayner 1987, p. 335-427; Norberg 1994, p. 205-239; Aldridge y Rautenbach 1987, p. 763-778; Swartz y otros 2003, p. 278-291).

3.4. Nicho Ecológico

3.4.1. Generalidades

La idea general de nicho ha sido utilizada ampliamente, naturalistas pioneros como Darwin y Wallace utilizaron conceptos similares al de nicho ecológico en sus escritos. A pesar de que el nicho es un concepto central en la ecología, ha sido complicado encontrar una definición clara y generalizada (Vázquez 2005, p. 149; Vandermeer 1972, p.108).

En 1917 Joseph Grinnell desarrollo el concepto de nicho por primera vez, planteando que dos especies de una misma fauna no presentan las mismas relaciones de nicho (Grinnell 1917, p. 433). Luego en 1924 Grinnell definió el nicho ecológico como la *unidad de distribución final en la que cada especie está condicionada por sus limitaciones instintivas y estructurales* (Vandermeer 1972, p. 107).

Unos años más tarde en 1927 Charles Elton realiza una contribución innovadora al concepto de nicho, postulando que el nicho describe el estatus de un animal en su comunidad indicando no solamente como se ve sino que hace. Elton definió el nicho de un animal como *el lugar que ocupa en el entorno biótico y sus relaciones en cuanto a la comida y sus enemigos naturales (predadores)* (Vandermeer 1972, p. 108).

Posteriormente Georgyi Gause en 1934 analiza el grado de competencia entre especies, poniendo énfasis en la manera en la cual los nichos de dos especies se traslapan. Una de las contribuciones más significativas del teorema propuesto por Gause postula que *dos especies con requerimientos*

de nicho muy similares no pueden coexistir indefinidamente (Gause 1934, p. 89-90; Schoener 1974, p. 27; Vandermeer 1972, p. 108).

En 1957 Evelyn Hutchinson definió el concepto de nicho como un *hipervolumen o espacio n-dimensional, es decir, la suma de todos los factores bióticos y abióticos que actúan en un organismo* (Hutchinson 1957, p. 416; Vandermeer 1972, p. 109). Hutchinson define al conjunto de variables bióticas y abióticas que permiten la sobrevivencia de una especie como el **nicho fundamental**, planteando que el mismo corresponde a las condiciones óptimas para el desarrollo de una determinada especie en ausencia de otras especies y que está limitado únicamente por la capacidad fisiológica de los organismos (Hutchinson 1957, p. 416; Vandermeer 1972, p. 110). Asimismo, define el **nicho realizado** como un subconjunto del nicho fundamental en el cual las especies están restringidas por sus interacciones interespecíficas (Hutchinson 1957, p. 416; Vandermeer 1972, p. 111). Partiendo de esta idea, el nicho ecológico es una propiedad de cada especie y no del medio ambiente, y su estructura está constituida por el desempeño de cada especie medido en términos de adecuación (Vázquez 2005, p. 150).

A partir de este momento, el concepto de nicho utilizado por la mayoría de ecólogos tiene sus raíces en el concepto propuesto por Hutchinson en sus "Conclusiones finales" (Vázquez 2005, p. 149). Por ejemplo, en 1973 Erick Pianka reconoce la existencia de diferentes dimensiones del nicho, planteando que los animales se reparten el recurso del ambiente en tres formas básicas: *Temporalmente, espacialmente y tróficamente* (Pianka 1973, p. 55).

3.4.2. Análisis de Nicho

El reconocimiento de la multidimensionalidad del nicho permitió explorar y representar cuantitativamente como las especies utilizan los diferentes factores del medio ambiente en donde viven. Generalmente las especies utilizan solo una parte de los recursos disponibles en el medio. Por ejemplo, una especie en particular solo habita en uno de los diferentes hábitats disponibles para ella en su rango de distribución geográfico o únicamente se alimenta de un pequeño rango de tamaños de las presas disponibles en su hábitat (Sale 1974, p. 245). Esta particular manera de utilizar los recursos ha despertado el interés de los investigadores por conocer y cuantificar los

patrones de utilización de un recurso en particular por parte de las diferentes especies que coexisten en un hábitat específico. El rango de utilización de un recurso en particular por parte de una determinada especie se denomina **amplitud de nicho**. Las especies con una baja amplitud de nicho se denominan como *especialistas* y las especies con una alta amplitud de nicho se denominan como *generalistas*. Cuando dos especies coexisten, puede que presenten o no similitudes en la forma en que utilizan los recursos. El grado de similitud o divergencia en la utilización de un recurso en particular por parte de dos especies coexistentes se denomina **traslape de nicho**. (Colwell y Futuyma 1971, p. 567; Sale 1974, p. 245; Vandermeer 1974, p. 112). Diferentes autores han realizado análisis de amplitud y traslape de nicho, la mayoría presenta un estudio de caso en el cual se plantean las inferencias posibles y se discute acerca de las ventajas y desventajas de cada aproximación (Colwell y Futuyma 1971, p. 567-576; Pielou 1972, p. 687-692; Pianka 1974, p. 2141-2145; Sale 1974, p. 245-256; Hurlbert 1978, p. 67-77; Huey y Pianka 1977, p. 119-128; Hanski 1978, p. 168-174; Vandermeer 1972, p. 112; Abrams 1980, p. 44-49; Smith y Zaret 1982, p. 1248-1253; Thomson y Rusterholz 1982, p. 274-277; Lawlor 1980, p. 245-251; Smith 1982, p. 1675-1681; Wissinger 1992, p. 1431-1444; Woodward y Hildrew 2002, p. 1063-1074).

3.4.3. Competencia y Coexistencia

El desarrollo del concepto de nicho ha estado estrechamente relacionado a dos de los tópicos más importantes en la ecología, el problema de la competencia y coexistencia entre las especies. Desde los inicios del concepto de nicho, se ha supuesto que dos especies que comparten nichos ecológicos idénticos no pueden coexistir localmente (Gause 1934, p. 89-90; Schoener 1974, p. 27; Vandermeer 1972, p. 108).

En 1973 MacNaughton y Wolf definen a la competencia como una *interacción poblacional en la cual dos o más individuos tienen demandas simultáneas por un recurso que potencialmente o actualmente es insuficiente para satisfacer las necesidades de todos los individuos*. MacNaughton y Wolf plantean que la competencia afecta la capacidad de supervivencia y reproducción de los organismos. La competencia puede ser **intraespecífica**, es decir, entre

individuos de una misma especie (Begon y otros 2006, p. 132) o **interespecífica**, es decir, entre individuos de diferentes especies (Begon y otros 2006, p. 227).

La competencia por recursos se considera como una combinación de explotación o co-utilización de un recurso limitado y la interferencia o interacciones que afectan la disponibilidad o el acceso de los organismos a dicho recurso (Begon y otros 2006, p. 132). En este sentido, existen dos posibles escenarios de competencia; la **competencia por explotación** que se da como resultado del uso de los recursos por un organismo que genera una menor disponibilidad para otros consumidores; y la **competencia por interferencia** que involucra interacción directa entre organismos, en este caso un organismo restringe el acceso al recurso para otros consumidores (Begon y otros 2006, p. 232).

Con suficiente tiempo e intensidad, las interacciones competitivas se pueden manifestar de dos formas: como **exclusión competitiva**, es decir, una especie subordinada o menos eficiente en utilizar los recursos no es capaz de coexistir en presencia de un competidor más agresivo o eficiente; o como **desplazamiento de caracteres**, en el cual se presentan diferencias en algunos caracteres de las especies al interior de la comunidad; los caracteres pueden ser morfológicos, ecológicos, conductuales o fisiológicos y se supone que tienen una base genética (Brown y Wilson 1956, p. 49; Stevens y Willig 2000, p. 49). Esta teoría se basa en el hecho de que determinadas especies difieren significativamente en la utilización de los recursos cuando se encuentran en simpatría que cuando se encuentran en alopatría (Brown y Wilson 1956, p. 49).

Dadas las dificultades para cuantificar el grado de competencia entre las especies, es necesario realizar inferencias sobre su importancia e intensidad a partir de algunos atributos que poseen las especies que coexisten; tales atributos pueden ser: el tamaño corporal, morfología, abundancia, uso de los recursos alimentarios, uso del espacio, ciclos de reproducción, entre otros (Rathke 1976, p. 76). Los análisis de traslape de nicho han sido utilizados con la creencia de que el grado de traslape entre dos especies puede ser utilizado como una medida de competencia (Sale 1974, p. 246), sin embargo, Colwell y Futuyma (1971) plantean que no existe necesariamente una relación directa entre el grado de traslape y el grado de competencia entre las especies (Colwell y Futuyma 1971, p. 575).

3.5. Ecomorfología

3.5.1. Generalidades

El concepto de ecomorfología se fundamenta sobre la premisa de que el fenotipo provee información útil acerca de las relaciones entre los organismos y el medio, es decir, la ecología y la morfología proveen una expresión consistente del resultado de los ajustes ecológicos y evolutivos entre el fenotipo y el medio (Ricklefs y Miles 1994, p. 13-14; Ricklefs, Cochran y Pianka 1981, p. 1479; Ricklefs y Travis 1980, p. 322). La ecomorfología explora las relaciones causales entre el diseño de los organismos y su desempeño conductual e investiga cómo estas relaciones influyen en las habilidades de los organismos para explotar su medio (Swartz, y otros 2003, p. 257; Wainwright 1994, p. 42).

Uno de los paradigmas centrales en la ecomorfología se centra en el desempeño de los organismos como el enlace crucial entre el fenotipo y la ecología (Wainwright 1994, p. 42; Swartz y otros 2003, p. 257). El fenotipo de un organismo determina su capacidad de desempeño, a su vez, la capacidad de desempeño afecta la ecología del organismo en dos formas principales: 1. *Las limitaciones en el desempeño de los organismos reducirán el rango de recursos ambientales que los individuos pueden explotar*; la morfología moldea los patrones ecológicos de los organismos debido a que determina la capacidad conductual de explotar los recursos. 2. *Las limitaciones en el desempeño de los organismos influyen en la adecuabilidad evolutiva de los individuos*; el desempeño afecta la capacidad de supervivencia y reproducción de los organismos (Wainwright 1994, p. 43-44; Dumont y Swartz 2009, p. 436).

Identificar las consecuencias de las variaciones morfológicas en el desempeño de los organismos implica dos pasos principales: 1. Un análisis funcional para predecir las consecuencias de la variación morfológica en la capacidad de desempeño. 2. Un test de las predicciones a través de experimentos de desempeño que ponen a prueba los límites de la capacidad de un individuo para realizar un acto específico (Wainwright 1994, p. 45). La habilidad de un organismo para realizar algún tipo de tarea ecológicamente relevante se puede utilizar para predecir los límites de uso

potencial de los recursos en el medio (Wainwright 1994, p. 51). Se considera que los principales recursos utilizados por los individuos en el medio ambiente son el espacio, el tiempo, la comida y las parejas reproductivas (Wainwright 1994, p. 50).

La ecomorfología provee un vínculo crucial entre las variaciones morfológicas, los parámetros ecológicos fundamentales, los patrones de uso de recursos y la supervivencia (Wainwright 1994, p. 55). En este sentido, las interrelaciones entre el diseño morfológico y su función subyacen en los patrones naturales de distribución, la diversificación filogenética, la especialización morfológica y los patrones ecológicos básicos que moldean a las especies (Swartz y otros 2003, p. 257).

3.5.2. Ecomorfología de Murciélagos

Los análisis ecomorfológicos realizados a los murciélagos y otros taxones se basan en la idea de que las adaptaciones morfológicas de las especies reflejan sus condiciones ecológicas y la biometría de estas permite su caracterización hasta determinar la posición que ocupan dentro del espacio ecológico (Obeso 1987, p. 107; Ricklefs y Travis 1980, p. 322; Dietz, Dietz y Siemers 2006, p. 1241; Norberg y Rayner 1987, p. 336-337; Norberg 1994, p. 205; Saunders y Barklay 1992, p. 1335-1336; Cochran y Winemiller 2010, p. 144). La mayoría de estudios ecomorfológicos efectuados en murciélagos se enfocan en las diferencias en la morfología craneal y en la morfología alar, relacionando las diferentes formas con la manera en que las especies utilizan el recurso alimentario y los diferentes tipos de hábitats (Aguirre y otros 2002, p. 1271-1278; Aguirre y otros 2003, p. 201-212; Norberg y Rayner 1987, p. 335-427; Norberg 1994, p. 205-239; Aldridge y Rautenbach 1987, p. 763-778; Swartz y otros 2003, p. 278-291).

3.5.2.1. Morfología Alar

El diseño del ala de los murciélagos tiene enormes implicaciones en el desempeño y comportamiento de vuelo. Norberg y Rayner (1987) utilizaron modelos mecánicos y aerodinámicos para predecir la manera de vuelo de diferentes especies de murciélagos mediante la forma y el tamaño del ala. Por lo tanto, la variabilidad interespecífica en la morfología alar de

los murciélagos puede ser utilizada para predecir el comportamiento de vuelo y estrategia de forrajeo de las especies (Norberg y Rayner 1987, p. 335-427).

3.5.2.2. Tamaño

El tamaño del ala puede ser descrito a través de la **carga alar** (CA), la cual se define como la masa corporal (M) multiplicada por la constante de gravedad (g), dividida por el área alar (S); $WL = Mg/S$. Este parámetro está relacionado con la fuerza que debe soportar la superficie del ala, está dado en newtons por metro cuadrado, $N \cdot m^{-2}$ y es equivalente a una medida de presión (Norberg y Rayner 1987, p. 348; Norberg 1994, p. 211; Norberg 1998, p. 102). La carga alar en los murciélagos varía desde alrededor de $4 N \cdot m^{-2}$ en los murciélagos de discos (*Thyroptera*), hasta alrededor de $40 N \cdot m^{-2}$ en algunos zorros voladores (*Pteropus*) (Norberg 1998, p. 102-103).

3.5.2.3. Forma

La forma general del ala puede ser descrita por la **relación de forma** (IFA), la cual se define como el cuadrado de la envergadura alar (B) dividido por el área alar (S); $IFA = B^2/S$. Este parámetro es adimensional e indica la relación entre la amplitud y la superficie del ala (Norberg y Rayner 1987, p. 348; Norberg 1994, p. 212; Norberg 1998, p. 103). El promedio de la relación de aspecto de los murciélagos es aproximadamente 7, con valores que van desde los 4.8 en la familia Nycteridae hasta los 14.3 en la familia Molossidae (Norberg 1994, p. 212). La relación de aspecto puede ser interpretada como una medida de la eficiencia aerodinámica del vuelo (Norberg 1994, p. 213).

No toda la variación en la forma del ala de los murciélagos es expresada por la relación de aspecto, existen diferencias en la forma de la punta del ala y pueden ser descritas por tres índices:

1. La **relación de longitud de la punta** (T_l), el cual se define como la longitud del tercer dígito (I_{hw}) dividido por la longitud del antebrazo (I_{aw}); $T_l = I_{hw} / I_{aw}$.
2. La **relación del área de la punta** (T_s), el cual se define como el área de la mano (Chiropatagio) (S_{hw}) dividido por el área del brazo (Propatagio + Plagiopatagio) (S_{aw}); $T_s = S_{hw} / S_{aw}$.
3. El **índice de la forma de la**

punta (IPA), el cual se define el cociente del área de la punta (T_s) dividido por la resta entre la relación de longitud de la punta (T_l) y la relación del área de la punta (T_s); $T_i = T_s / T_l - T_s$. Valores bajos de los índices indican alas puntiagudas y valores altos indican alas redondeadas (Norberg y Rayner 1987, p. 348; Norberg 1994, p. 213; Norberg 1998, p. 103).

3.5.2.4. Maniobrabilidad y Agilidad

Una gran cantidad de murciélagos forrajean en espacios cerrados y la mayoría de insectívoros persiguen presas voladoras en espacios abiertos. Estos hábitos han influenciado fuertemente adaptaciones de vuelo tales como la maniobrabilidad y la agilidad. La captura de presas, el esquivar obstáculos y el aterrizaje requieren diferentes tipos de maniobras. Los murciélagos insectívoros en vuelo detectan a los insectos a unos pocos metros, por lo tanto deben de hacer maniobras rápidas para perseguir y atrapar a sus presas (Norberg y Rayner 1987, p. 358-362; Norberg 1994, p. 213-214; Norberg 1998, p. 104).

La maniobrabilidad es usualmente definida como el radio mínimo de giro que un murciélago puede alcanzar sin perder velocidad o impulso, es decir, la habilidad de alterar la trayectoria de vuelo en un espacio dado; la agilidad se refiere a la máxima aceleración de desvío durante el inicio de un giro, es decir, la rapidez con la que se puede modificar la trayectoria de vuelo (Norberg y Rayner 1987, p. 358-362; Norberg 1994, p. 213-214; Norberg 1998, p. 105).

3.5.2.5. Ecomorfología del vuelo

Ciertas combinaciones de relación de forma y carga alar, limitan a los murciélagos a determinados comportamientos de vuelo y ecología. Por lo tanto, se puede predecir el desempeño y el modo predominante de vuelo de un murciélago a partir de su masa corporal, la envergadura alar y el área alar (Norberg 1998, p. 105).

Una alta carga alar y una relación de forma grande son característicos de murciélagos de vuelo sostenido rápido, tales como los pertenecientes a la familia Molossidae, Emballonuridae y algunos miembros de la familia Vespertilinidae. Otros miembros de las familias Emballonuridae,

Hipposeridae, Noctilionidae y Vespertilionidae tienen una baja carga alar exhibiendo vuelos lentos y duraderos de bajo costo. La mayoría de estos murciélagos son insectívoros y cazan a sus presas en el aire en espacios abiertos (Norberg 1998, p. 105).

Murciélagos con una baja carga alar pueden volar despacio y cargar presas pesadas para su tamaño. Una masa corporal y una relación de forma bajas permite a los murciélagos volar realmente despacio entre la vegetación presentando una alta maniobrabilidad. Miembros de las familias Nycteridae, Megadermatidae Rhinolophidae y Vespertilionidae pertenecen a este grupo. Una gran cantidad son insectívoros asechadores, insectívoros de vuelo sostenido y carnívoros (Norberg 1998, p. 105).

La mayoría de frugívoros y nectarívoros pertenecen a las familias Phyllostomidae y Pteropodidae, estos murciélagos tienen alas cortas con una alta carga alar y baja relación de forma que son característicos de vuelos rápidos de baja duración. Debido a que el uropatagio está usualmente reducido, el total del área alar se ve reducida en comparación con murciélagos de otras familias y por lo tanto la carga alar se hace mayor (Norberg 1998, p. 105).

4. Justificación

Los murciélagos son un componente de suma importancia en la mayoría de ecosistemas que caracterizan Guatemala. Hasta el momento existen 97 especies reportadas para el país, representado alrededor del 50% del total de los mamíferos reportados para el territorio guatemalteco (McCarthy y Pérez 2006, p.625; Pérez y otros 2012, p. 1106).

Analizar la composición y estructura de una comunidad de murciélagos permite elucidar el estado de conservación de un ecosistema, esto debido a que los murciélagos neotropicales son tróficamente diversos incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre, ofreciendo así, una amplia visión de las interacciones que ocurren en un ecosistema (Fenton y otros 1992, p.440).

Esta fabulosa diversidad trófica se ve reflejada en una serie de servicios ambientales tales como el control de insectos plaga, la dispersión de semillas y la polinización de una gran variedad de plantas. Estos atributos convierten a los murciélagos en un modelo de estudio realmente importante, no solo por su asombrosa diversidad ecológica, sino por su importancia en el mantenimiento del bosque.

Por otra parte, los estudios existentes acerca de comunidades de murciélagos en Guatemala se han centrado en estudiar los patrones locales de distribución de las especies y los patrones de utilización del recurso trófico, enfatizando el papel de los murciélagos como dispersores de semillas y polinizadores de diferentes variedades de plantas. Sin embargo, no existen trabajos sobre la relación que existe entre la morfología y la dieta de las especies, ni de cómo esta relación afecta la estructura de la comunidad y los patrones de coexistencia entre especies.

Asimismo, por su gran heterogeneidad ambiental el Parque Nacional Laguna Lachuá se constituye en un escenario de estudio apropiado, debido a que provee un contexto ecológico natural en el cual es posible realizar la interpretación de los patrones ecológicos de las diferentes especies, y con ello poder dilucidar los impactos de las alteraciones del paisaje en el mantenimiento de los servicios ambientales prestados por este grupo de mamíferos.

5. Objetivos

5.1. General

Analizar la estructura de la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachúa (PNLL).

5.2. Específicos

5.2.1. Determinar la riqueza y abundancia relativa de las especies de murciélagos del PNLL.

5.2.2. Caracterizar la dieta de las especies de murciélagos en base a los alimentos consumidos.

5.2.3. Caracterizar la morfología alar de las diferentes especies de murciélagos para inferir la estrategia de forrajeo.

5.2.4. Integrar la morfología alar y la dieta de las diferentes especies de la comunidad de murciélagos del PNLL con el fin de identificar gremios funcionales.

6. Hipótesis

Al incrementarse el número de especies de los gremios funcionales de la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá durante la época lluviosa (junio -noviembre) del año 2012 se reduce la amplitud del nicho trófico de cada una de las especies que los conforman como un mecanismo que permite la coexistencia entre especies.

7. Materiales y Métodos

7.1. Universo

7.1.1. Población

Los murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Parque Nacional Laguna Lachuá.

7.1.2. Muestra

- Número de murciélagos capturados
- Semillas obtenidas en las heces de los murciélagos frugívoros
- Restos de invertebrados obtenidos en las heces de los murciélagos insectívoros
- Polen obtenido en el pelo de los murciélagos nectarívoros

7.2. Materiales

7.2.1. Equipo

- Libreta de campo
- Marcador indeleble
- Papel mantequilla
- Ependorfs
- Bolsas herméticas
- Bolsas de manta
- Guantes de cuero
- Lupa
- Pinzas quirúrgicas
- Vernier
- Regla

- Hojas milimetradas tamaño oficio
- Linterna de cabeza
- Baterías AAA
- Redes de niebla
- Cuerda plástica
- Tubos de PVC
- Triple high mist net system
- Pesolas (30g, 100g 300g, 1kg)
- Computadora
- Escaner
- Estereocopio
- Porta objetos
- Cubre objetos
- Microscopio óptico
- Cámara fotográfica
- Gelatina sin sabor

7.2.2. Reactivos

- Fenol cristalino
- Fuccina básica
- Glicerina
- Alcohol etílico 95%

7.2.3. Material de Apoyo

- Clave de campo para la identificación de los murciélagos de México
- Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica
- Guía de campo para los mamíferos de Centro América y Sureste de México
- Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica

7.3. Métodos

7.3.1. Área de Estudio

El área de estudio se ubicó en el Municipio de Cobán, Departamento de Alta Verapaz, específicamente en el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL), el cual se encuentra en una de las zonas con mayor precipitación y humedad de Guatemala (Figura N. 1).

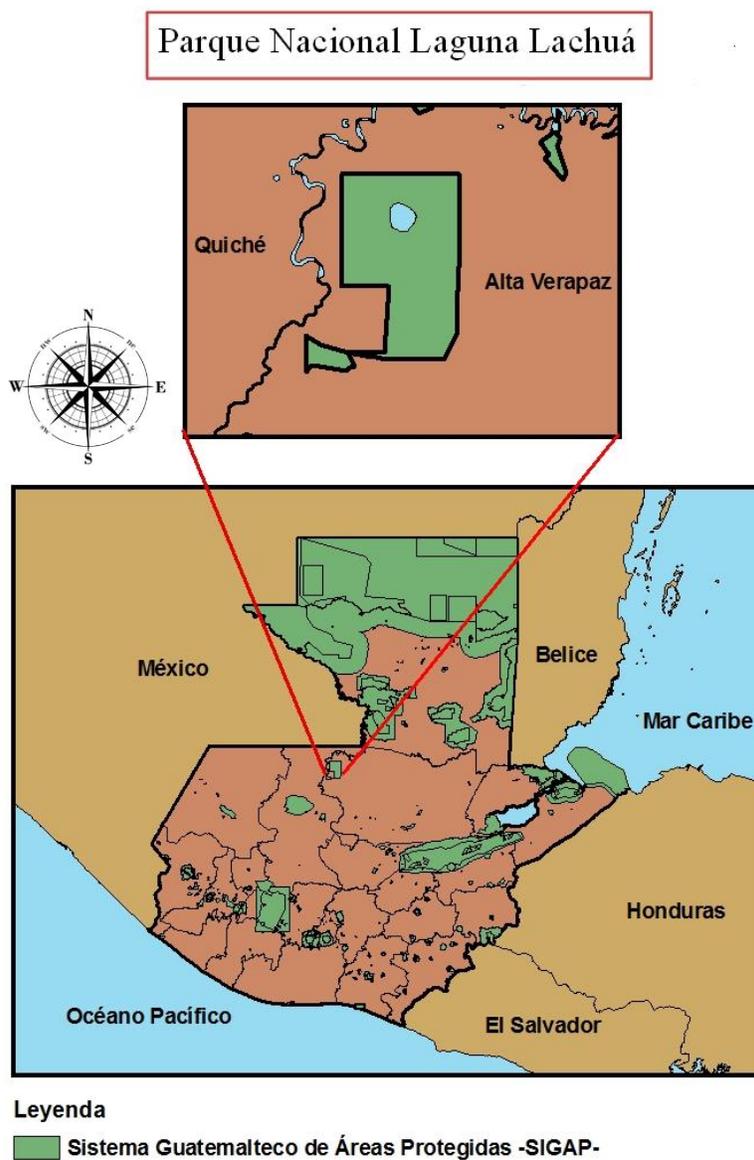


Figura N. 1. Ubicación del Parque Nacional Laguna Lachuá

7.3.2. Captura de Murciélagos

El método de colecta de los murciélagos consistió en colocar 5 redes de niebla de 12 m de longitud x 2.5 m de alto y 38 mm de apertura de malla en diferentes sitios del parque durante un período de 5 horas. Se capturaron murciélagos 5 noches por mes durante 6 meses correspondientes a la temporada lluviosa (junio – noviembre de 2012).

Una vez capturados los murciélagos se les asignó un código y se colocaron en bolsas de manta durante un período de 2 horas. La identificación taxonómica de cada individuo se llevó a cabo evaluando sus características morfológicas. Se utilizó la clave de campo “Identificación de los murciélagos de México” (Medellín, Arita y Sánchez 2008, p.27-64), la “Guía de campo de mamíferos de Centroamérica y el sureste de México” (Reid 2009, p.72-176), la “Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica” (Timm, LaVal y Rodríguez 1999, p. 3-23) y la “Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica” (Díaz, Aguirre y Barquez 2011, p. 10-83). De cada individuo se registró diferentes parámetros diagnósticos: sexo; estado reproductivo; edad relativa; peso (g); longitud del antebrazo (mm); longitud del cuerpo (mm) (Racey 1990, p.249; Brunet y Wilkinson 2009, p.315).

7.3.3. Colecta de Muestras

Para determinar el espacio trófico ocupado por las diferentes especies, se procedió a evaluar los diferentes ítems de dieta consumidos. El espacio morfológico se determinó a través de la morfología alar de las especies.

7.3.3.1. Colecta de Semillas

El análisis de la dieta de los murciélagos frugívoros se llevó a cabo a través de la colecta de restos de alimento encontrados en las heces. Los restos de heces fueron colocados en sobres de papel mantequilla, cada sobre fue identificado con el código correspondiente de cada individuo. La identificación de las semillas encontradas en las heces se realizó comparando los diferentes ítems encontrados con la colección de referencia de semillas de la región (Cajas 2005, p. 1-19).

Paralelamente a la colecta de los restos de alimento en las heces, se realizaron caminatas diurnas para la colecta de plantas con frutos que potencialmente fueron consumidos por los murciélagos, esto para tener una referencia estacional de los frutos presentes en el área.

7.3.3.2. Colecta de Polen

El análisis de la dieta de los murciélagos nectarívoros se llevó a cabo a través de la colecta de restos de alimento encontrados en el pelo. Las muestras de polen se obtuvieron frotando la cara, el abdomen y la espalda de los murciélagos con un cubo de gelatina con fuccina básica y fenol cristalino (Voigt, Kelm, Bradley y Ortman 2009, p. 597), cada cubo se colocó en un ependorf y se identificó con el código correspondiente de cada individuo.

La identificación del polen encontrado en el pelo se llevó a cabo comparando los diferentes ítems encontrados con el atlas palinológico de la región (Barrientos 2006, p. 2-66). Paralelamente a la colecta de los restos de alimento en el pelo se realizaron caminatas diurnas para la colecta de plantas con flores que potencialmente fueran consumidas por los murciélagos, esto para tener una referencia estacional de las flores presentes en el área.

7.3.3.3. Colecta de Restos de Invertebrados

El análisis de la dieta de los murciélagos insectívoros se llevó a cabo a través de la colecta de restos de alimento encontrados en las heces. Los restos de heces fueron colocados en sobres de papel mantequilla, cada sobre fue identificado con el código correspondiente de cada individuo.

Para la identificación de los restos de invertebrados se utilizaron claves desarrolladas para identificar órdenes e incluso familias de invertebrados a través de estructuras diagnósticas (Whitaker y otros 2009, p. 581-586).

7.3.3.4. Medidas Morfológicas

Para determinar las características y capacidades de vuelo de las diferentes especies de murciélagos, se registraron una serie de medidas del ala ligadas al tamaño y la forma mediante

las cuales se estimaron una serie de parámetros ecomorfológicos de acuerdo a las definiciones de Norberg y Rayner (1987) p.346-348. Para tal efecto se colocaron a los murciélagos dorsalmente sobre un plano trazado en una hoja de papel milimetrado extendiendo su ala izquierda sobre dicho plano para así poder trazar su contorno; cada hoja se digitalizó e identificó con el código correspondiente de cada individuo. Las medidas registradas fueron las siguientes:

a) Envergadura alar (Wingspan = B): Se define como la distancia que hay entre las puntas de las alas de un murciélago al extenderlo en su totalidad (Figura 2).

b) Área alar (Wing area = S): Se define como la combinación del área de las dos alas, el uropatagio (membrana presente en la región de la cola) y la porción del cuerpo entre las alas (excluyendo a la cabeza) (Figura 2). El cálculo del área se realizó con el programa Image J 1.47.

En base a las medidas anteriores se estimaron los siguientes parámetros:

a) Carga alar (CA): Se define como la masa corporal (M) multiplicada por la constante de gravedad (g), dividida por el área alar (S). Este parámetro está relacionado con la fuerza que debe soportar la superficie del ala y esta correlacionado negativamente con la maniobrabilidad.

$$CA = \frac{M \cdot g}{S}$$

b) Relación de forma (IFA): Se define como el cuadrado de la envergadura alar (B) dividido por el área alar (S). Este parámetro indica la relación entre la amplitud del ala respecto a la superficie alar y esta correlacionado positivamente con la agilidad y velocidad del vuelo y negativamente con la maniobrabilidad.

$$IFA = \frac{B^2}{S}$$

c) Relación de longitud de la punta (T_l): Se define como la longitud del tercer dígito (I_{hw}) dividido por la longitud del antebrazo (I_{aw}). Este parámetro indica la relación entre la amplitud

de la extremidad alar con respecto al brazo y esta correlacionado negativamente con la agilidad y velocidad del vuelo pero positivamente con la maniobrabilidad.

$$T_1 = \frac{I_{hw}}{I_{aw}}$$

d) Relación del área de la punta (T_s): Se define como el área de la mano (Chiropatagio) (S_{hw}) dividido por el área del brazo (Propatagio + Plagiopatagio) (S_{aw}).

$$T_1 = \frac{I_{hw}}{I_{aw}}$$

e) Índice de la forma de la punta (IPA): Se define como el cociente del área de la punta (T_s) dividido por la resta entre la relación de longitud de la punta (T_1) y la relación del área de la punta (T_s).

$$IPA = \frac{T_s}{T_1 - T_s}$$

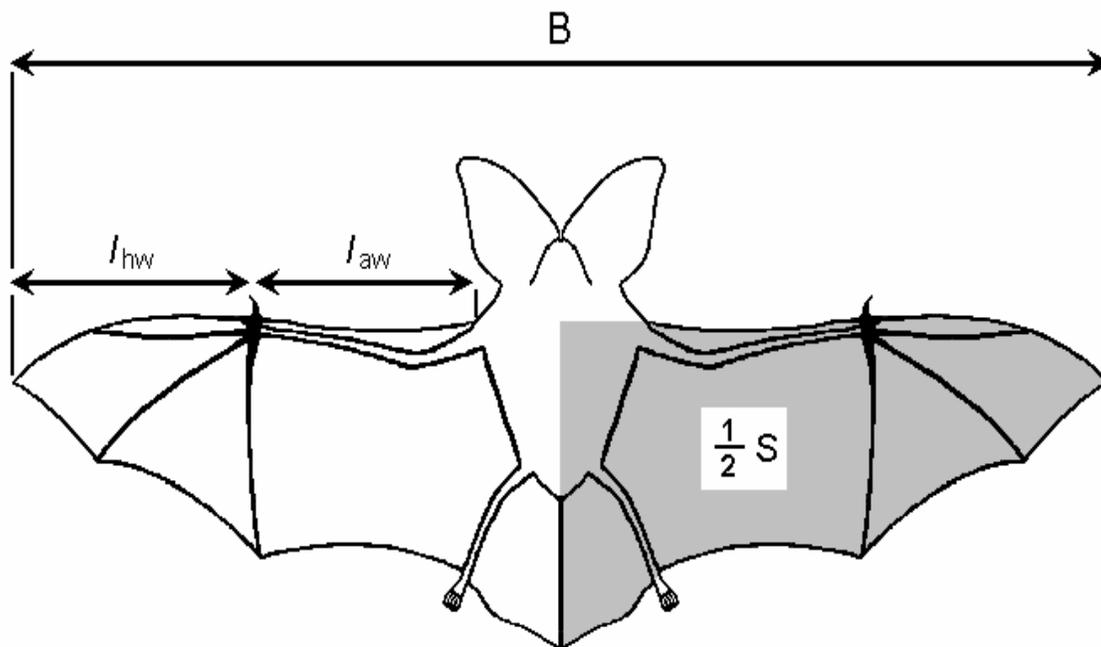


Figura 2. Definiciones esquemáticas de las medidas morfológicas tomadas en cada murciélago para la estimación de los parámetros ecomorfológicos. Abreviaturas: B = Envergadura alar; S = Área alar; I_{hw} = Longitud del tercer dígito; I_{aw} = Longitud del antebrazo. (Adaptado de Norberg y Rayner 1987, p.347).

7.4. Análisis de Datos

7.4.1. Captura de Murciélagos

Con la información del número de especies de murciélagos, el número de individuos por especie y la distribución de los datos a lo largo de los diferentes eventos de captura, se realizó una curva de acumulación de especies que permitió estimar la riqueza potencial del sitio (Moreno 2001, p.33), se ajustaron los datos aleatorizados al modelo asintótico de Clench, el cual asume que la probabilidad de agregar nuevas especies a la lista disminuye con el número de especies registradas, pero aumenta con el tiempo (Moreno y Halffter 2000, p.153; Jiménez y Hortal 2003, 154).

La abundancia relativa de cada especie capturada se determinó en base a la relación entre la frecuencia de aparición de las especies y el esfuerzo de captura, el cual estará representado por la relación entre la cantidad de metros de red utilizados y el número de horas que las redes estuvieron activas.

7.4.2. Análisis de la Dieta

Para cada murciélago se determinó la frecuencia de aparición de cada ítem identificado en la dieta. Se estimó la amplitud del nicho trófico de cada especie mediante la medida de Levins estandarizada (Krebs 1998, p.458).

$$Ba = \frac{B-1}{n-1}$$

Dónde:

- Ba = Medida de Levins estandarizada
- B = Medida de Levins de amplitud de nicho ($B = 1/\sum p_j^2$)
- n = Número de ítems identificados
- p_j = Proporción de ítem j con respecto al total de ítems encontrados

En cada gremio se examinó el traslape de nicho trófico entre las especies a través del índice de MacArthur y Levins modificado por Pianka (Krebs 1998, p.466).

$$O_{jk} = \frac{\sum P_{ij} * P_{ik}}{\sqrt{\sum P_{ij}^2 * \sum P_{ik}^2}}$$

Dónde:

- O_{jk} = Medida de traslape de nicho de Pianka
- P_{ij} = Proporción del recurso i en relación al total de recursos consumidos por la especie j
- P_{ik} = Proporción del recurso i en relación al total de recursos consumidos por la especie k

7.4.3. Análisis de la Morfología

Para cada uno de los parámetros morfológicos (CA; IFA; IPA) se calcularon valores medios y de desviación estándar; el número de individuos utilizados para el análisis estuvo limitado por el número de individuos capturados para cada especie. Los datos fueron transformados a su forma logarítmica (log).

Para analizar el espacio morfológico ocupado por cada especie se realizó un Análisis de Componentes principales (ACP). El ACP es un análisis de ordenación que a partir de combinaciones lineales genera ejes multidimensionales (componentes principales) con los cuales las variables están correlacionadas (Quinn y Keough 2002, p.443-456).

7.4.4. Análisis Ecomorfológico

La relación entre la dieta y las variables morfológicas se realizó mediante un Análisis de Correspondencia Canónico (ACC) en el cual las variables morfológicas se constituyen como las variables que explican la dieta de las diferentes especies (Quinn y Keough 2002, p.463-472). En base a los resultados de este análisis se identificó a los diferentes gremios funcionales presentes en la comunidad de murciélagos del PNLL.

8. Resultados

8.1. Composición de la comunidad de murciélagos

Se capturó un total de 501 individuos pertenecientes a 24 especies, la familia mejor representada fue la familia Phyllostomidae (20 especies), seguido por la familia Mormoopidae (2 especies) y las familias Emballonuridae y Vespertilionidae (1 especie) (Cuadro N. 1). Se realizó un esfuerzo efectivo de 8,748 m. hr. red (27 unidades de esfuerzo), obteniendo un total de 0.0573 capturas de murciélagos por m. hr. red.

Cuadro N. 1. Especies de murciélagos capturadas entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| Familia | Subfamilia | Especie |
|-----------------------|-------------------|---|
| Emballonuridae | | <i>Saccopteryx bilineata</i> |
| Mormoopidae | | <i>Pteronotus parnellii</i> <i>Mormoops megalophylla</i> |
| Phyllostomidae | Carollinae | <i>Carollia perspicillata</i> <i>Carollia sowelli</i> |
| | Phyllostominae | <i>Lamproncycteris brachyotis</i> <i>Micronycteris microtis</i> <i>Mimon cozumelae</i> <i>Lophostoma evotis</i> <i>Trachops cirrhosus</i> |
| | Glossophaginae | <i>Glossophaga soricina</i> <i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Lichonycteris obscura</i> |
| | Stenodermatinae | <i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Artibeus watsoni</i> <i>Artibeus phaeotis</i> <i>Platyrrhinus helleri</i> |

Uroderma bilobatum
Centurio senex
Chiroderma villosum
Sturnira lilium
Vampyroides caraccioli

Vespertilionidae

Antrozoinae

Bauerus dubiaquercus

Cuadro N. 2. Abundancia relativa de individuos en relación al esfuerzo total de captura de las 24 especies de murciélagos registradas entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| Especie | Abundancia relativa individuos/m. hr. red |
|-----------------------------------|--|
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | 0.0119 |
| <i>Artibeus lituratus</i> | 0.0098 |
| <i>Artibeus watsoni</i> | 0.0098 |
| <i>Carollia perspicillata</i> | 0.0067 |
| <i>Carollia sowelli</i> | 0.0056 |
| <i>Pteronotus parnellii</i> | 0.0048 |
| <i>Artibeus phaeotis</i> | 0.0018 |
| <i>Platyrrhinus helleri</i> | 0.0016 |
| <i>Uroderma bilobatum</i> | 0.0008 |
| <i>Glossophaga soricina</i> | 0.0008 |
| <i>Bauerus dubiaquercus</i> | 0.0005 |
| <i>Glossophaga commissarisi</i> | 0.0003 |
| <i>Lamproncycteris brachyotis</i> | 0.0003 |
| <i>Micronycteris microtis</i> | 0.0003 |
| <i>Mimon cozumelae</i> | 0.0003 |
| <i>Centurio senex</i> | 0.0002 |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 0.0002 |
| <i>Lophostoma evotis</i> | 0.0002 |
| <i>Saccopteryx bilineata</i> | 0.0002 |
| <i>Sturnira lilium</i> | 0.0002 |
| <i>Vampyroides caraccioli</i> | 0.0002 |
| <i>Lichonycteris obscura</i> | 0.0001 |
| <i>Mormoops megalophylla</i> | 0.0001 |
| <i>Trachops cirrhosus</i> | 0.0001 |

Las especies más abundantes en relación al esfuerzo de captura fueron *A. jamaicensis*, *A. lituratus* y *A. watsoni*, consideradas como muy comunes. *C. perspicillata*, *C. sowelli* y *P. parnellii* también fueron considerablemente abundantes. Por otro lado, *T. cirrhosus*, *L. obscura* y *M. megalophylla* constituyeron el grupo de las especies muy raras o muy poco abundantes (Cuadro N. 2). La distribución de la abundancia relativa de las diferentes especies se refleja en la curva de rango abundancia (Figura N. 3).

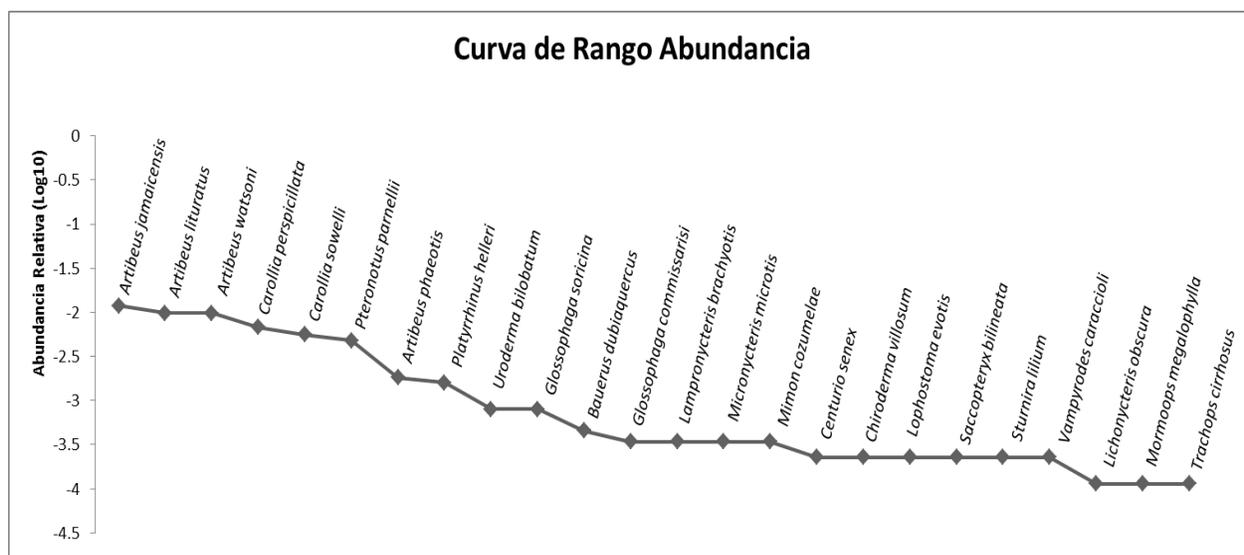


Figura N. 3. Curva de rango abundancia de las 24 especies de murciélagos registrados entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

8.2. Curva de acumulación de especies

Se realizó una curva de acumulación de especies basada en los parámetros y predicciones del modelo de Clench ($S(t) = at / (1+bt)$). Se obtuvo una tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del muestreo (a) de 5.14 y un valor de 0.18 para el parámetro relacionado con la forma de la acumulación de nuevas especies durante el muestreo (b). En base a estos parámetros, se estimó que la curva alcanza su asíntota (a/b) a las 28.5 especies. El valor del coeficiente de determinación (r^2) es de 0.99, lo cual indica un buen ajuste de los datos al modelo.

Las 24 especies de murciélagos capturadas corresponden al 84% de la asíntota estimada (28.45 especies). Para completar un nivel satisfactorio de la fauna total de murciélagos (95%), se estima

que se necesitan 105 unidades de esfuerzo o completar un total de 34, 020 m. hr. red. La pendiente de la curva de acumulación de especies a las 27 unidades de esfuerzo es de 0.006. Esta pendiente al ser menor de 0.1, nos indica que hemos logrado un inventario bastante completo y fiable.

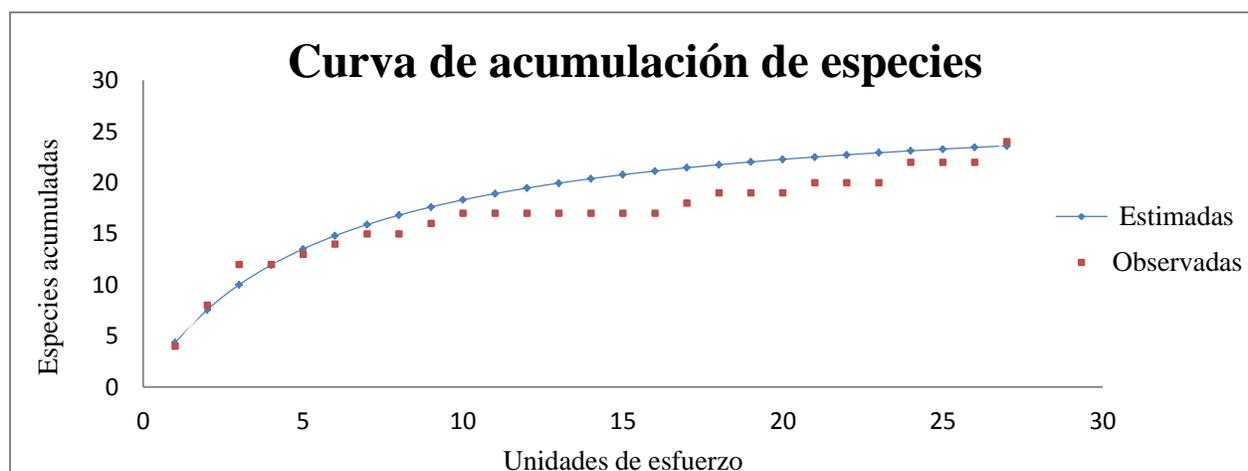


Figura N. 4. Curva de acumulación de especies ajustada a la función del modelo de Clench. En el eje X se muestra el esfuerzo de muestreo. El eje Y representa el número de especies encontradas para cada nivel de muestreo. 1 unidad de esfuerzo = 324 m. hr. red.

8.3. Hábitos alimentarios

De los 501 murciélagos capturados, se tomó 250 muestras de heces y 12 muestras tomadas del pelo. De las muestras de heces 195 corresponden a murciélagos que se alimentaron de frutos, 56 corresponden a murciélagos que se alimentaron de insectos y dos corresponden a murciélagos que se alimentaron de vertebrados (Cuadro N. 3). En las 12 muestras tomadas del pelo no se encontró consumo de recursos florales.

Cuadro N. 3. Número de muestras de los diferentes recursos alimentarios examinados.

| Recurso alimentario | Número de muestras |
|---------------------|--------------------|
| Semillas (Frutos) | 144 (57%) |
| Pulpa (Frutos) | 51 (20%) |
| Insectos | 56 (22%) |
| Vertebrados | 2 (1%) |
| Total | 253 |

8.4. Frugívoros

Se documentó un total de 12 especies de murciélagos frugívoros o que consumieron frutos durante la temporada lluviosa del año 2012. Todas las especies consumidoras de frutos capturadas pertenecen a la familia Phyllostomidae; cabe mencionar que 10 especies poseen hábitos principalmente frugívoros (subfamilias Stenodermatinae con 8 especies y Carrollinae con 2 especies) y dos especies que aparentan ser frugívoros estacionales (subfamilia Glossophaginae).

Se documentó un total de 31 elementos en la dieta de las 12 especies de murciélagos que consumieron frutos. Los elementos en la dieta de las diferentes especies pertenecen a las familias: Moraceae (6 especies), Piperaceae (5 especies), Melastomataceae (3 especies), Cecropiaceae (3 especies), Clusiaceae (2 especies), Solanaceae (2 especies), Sapotaceae (2 especies) y Anacardiaceae (1 especie) (Cuadro N. 4).

Cuadro N. 4. Ocurrencia de semillas en las heces de murciélagos que consumieron frutos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Se incluyen también especies de semillas grandes de las cuales se obtuvo evidencia directamente en la red.

| Especies | | Cp | Cs | Aj | Al | Aw | Ap | Ph | Ub | Chv | Sl | Gs | Gc |
|-----------------|------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|
| Arbustos | | | | | | | | | | | | | |
| Piperaceae | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Piper aduncum</i> | 1 | 7 | | | | | | | | | 1 | |
| | <i>P. aeruginosibaccum</i> | 6 | 3 | 1 | | 4 | 1 | | 1 | | | | |
| | <i>P. auritum</i> | 1 | 3 | | | | | | | | | | |
| | <i>P. hispidum</i> | | 1 | | | | | | | | | | |
| | <i>P. yzabalanum</i> | | 1 | | | 1 | | | | | | | |
| Melastomataceae | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Ossaea trichocalyx</i> | | | | | 2 | | | | | | | |
| | <i>Conostegia xalapensis</i> | | | | | | | | | | | 1 | |
| | <i>Clidemia capitellata</i> | | | | | 1 | | | | | | | |
| Solanaceae | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Solanum sp1</i> | | | 1 | | | | | | | | | |
| | <i>S. sp2</i> | | | | | | 1 | | | | | | |
| Arboles | | | | | | | | | | | | | |
| Moraceae | | | | | | | | | | | | | |
| | <i>Ficus. sp1</i> | | | 1 | | | | | 1 | | | | |

| | | | | | | | | | |
|---------------|-----------------------------|----|---|---|---|---|---|---|---|
| | <i>F. sp2</i> | | 1 | 2 | 3 | 1 | | | |
| | <i>F. sp3</i> | | | | 1 | | | 1 | |
| | <i>F. sp4</i> | | | 1 | | | | | |
| | <i>F. sp5</i> | 1 | | 6 | 3 | 1 | 1 | | 1 |
| | <i>F. sp6</i> | 1 | | | | | | | |
| Cecropiaceae | | | | | | | | | |
| | <i>Cecropia Obtusifolia</i> | | | 1 | 6 | 1 | | 2 | |
| | <i>C. peltata</i> | | 1 | 3 | 4 | | | | |
| | <i>C. sp.</i> | 2 | 1 | 6 | 4 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| Clusiaceae | | | | | | | | | |
| | <i>Vismia camparaguey</i> | 14 | 9 | 1 | 1 | 2 | | 1 | |
| | <i>V. sp.</i> | 7 | 4 | | 1 | | | | 1 |
| Sapotaceae | | | | | | | | | |
| | <i>Manilkara zapota</i> | | | | | | | 1 | |
| | <i>zapotillo</i> | | | | | | | 1 | |
| Anacardiaceae | | | | | | | | | |
| | <i>Spondias mombin</i> | | | 1 | | | | | |
| Otros | | | | | | | | | |
| | <i>D1</i> | 1 | | 1 | | | | | |
| | <i>D2</i> | | | | 1 | | | | |
| | <i>D3</i> | 1 | | 1 | 1 | | | | 1 |
| | <i>D4</i> | 1 | | | | | | | |
| | <i>D5</i> | | | 1 | | | | | |
| | <i>D6</i> | | | | | | | | 1 |
| | <i>D7</i> | 1 | | | | | | | |

Clave para la identificación de especies: Cp=*Carollia perspicillata*, Cs=*Carollia sowelli*, Aj=*Artibeus jamaicensis*, Al=*Artibeus lituratus*, Aw=*Artibeus watsoni*, Ap= *Artibeus phaeotis*, Ph=*Platyrrhinus helleri*, Ub=*Uroderma bilobatum*, Chv=*Chiroderma villosum*, Sl=*Sturnira lilium*, Gs=*Glossophaga soricina*, Gc=*Glossophaga commissarisi*.

Cuatro géneros de plantas (*Ficus*, *Cecropia*, *Piper* y *Vismia*) constituyen la mayor parte de la dieta de la mayoría de las especies. Se observa que existió un consumo diferencial, en el cual un grupo de especies se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia* (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *P. helleri*, *U. bilobatum*) y otro grupo de especies que se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* (*C.perspicillata*, *C.sowelli*, *A.watsoni*) (Cuadro N.5).

Cuadro N. 5. Consumo diferencial expresado en proporción de los cuatro géneros principales de plantas consumidos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | n | Ficus | Cecropia | Piper | Vismia |
|-------------------------|----------|--------------|-----------------|--------------|---------------|
| <i>C. perspicillata</i> | 37 | 0.06 | 0.05 | 0.22 | 0.57 |
| <i>C. sowelli</i> | 31 | 0.03 | 0.06 | 0.49 | 0.42 |
| <i>A. watsoni</i> | 16 | 0.12 | 0.12 | 0.31 | 0.13 |
| <i>A. jamaicensis</i> | 27 | 0.37 | 0.37 | 0.04 | 0.04 |
| <i>A. lituratus</i> | 25 | 0.28 | 0.56 | 0 | 0.08 |
| <i>A. phaeotis</i> | 4 | 0.25 | 0.25 | 0.25 | 0 |
| <i>P. helleri</i> | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>U. bilobatum</i> | 5 | 0.4 | 0.2 | 0.2 | 0.2 |
| <i>Ch. villosum</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |

8.4.1. Amplitud de nicho de frugívoros

Los resultados de amplitud de nicho trófico de las diferentes especies muestran que las especies del género *Artibeus* son las que presentan los valores más altos de la medida de Levinz estandarizada, *A. watsoni*, seguido por *A. jamaicensis* y *A. lituratus* respectivamente. El valor más bajo de amplitud de nicho fue para *Ch. villosum* (Cuadro N. 6).

Cuadro N. 6. Amplitud de nicho trófico (BA) de 12 especies de murciélagos frugívoros o que consumieron frutos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Estimado mediante la medida de Levins estandarizada.

| Especie | Amplitud de nicho trófico (BA) |
|-------------------------|---------------------------------------|
| <i>A. watsoni</i> | 0.233 |
| <i>A. jamaicensis</i> | 0.223 |
| <i>A. lituratus</i> | 0.196 |
| <i>C. sowelli</i> | 0.156 |
| <i>U. bilobatum</i> | 0.133 |
| <i>C. perspicillata</i> | 0.122 |
| <i>A. phaeotis</i> | 0.100 |
| <i>G. commissarisi</i> | 0.067 |
| <i>P. helleri</i> | 0.033 |
| <i>S. lilium</i> | 0.033 |
| <i>G. soricina</i> | 0.033 |
| <i>Ch. villosum</i> | 0.001 |

8.4.2. Traslape de nicho de frugívoros

Las especies que presentaron un mayor traslape de nicho alimentario fueron *C. sowelli* y *C. perspicillata* (0.80) seguidas de *A. lituratus* y *P. helleri* (0.74) y *A. jamaicensis* y *A. lituratus* (0.73) (Cuadro N. 7).

Cuadro N. 7. Matriz de traslape de nicho trófico de 12 especies de murciélagos frugívoros o que consumieron frutos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Estimado mediante la medida de MacArthur y Levins modificada por Pianka.

| Especie | Cp | Cs | Aj | Al | Aw | Ap | Ph | Ub | Chv | Sl | Gs | Gc |
|-------------------------|-----|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>C. perspicillata</i> | *** | 0.80 | 0.24 | 0.20 | 0.57 | 0.26 | 0.25 | 0.57 | 0.06 | 0.37 | 0.04 | 0.07 |
| <i>C. sowelli</i> | | *** | 0.60 | 0.16 | 0.45 | 0.15 | 0.05 | 0.45 | 0.00 | 0.27 | 0.44 | 0.00 |
| <i>A. jamaicensis</i> | | | *** | 0.73 | 0.05 | 0.66 | 0.51 | 0.19 | 0.62 | 0.43 | 0.00 | 0.41 |
| <i>A. lituratus</i> | | | | *** | 0.33 | 0.37 | 0.74 | 0.28 | 0.31 | 0.37 | 0.00 | 0.08 |
| <i>A. watsoni</i> | | | | | *** | 0.53 | 0.25 | 0.55 | 0.09 | 0.13 | 0.00 | 0.10 |
| <i>A. phaeotis</i> | | | | | | *** | 0.35 | 0.45 | 0.50 | 0.35 | 0.00 | 0.29 |
| <i>P. helleri</i> | | | | | | | *** | 0.32 | 0.00 | 0.50 | 0.00 | 0.00 |
| <i>U. bilobatum</i> | | | | | | | | *** | 0.00 | 0.32 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Ch. villosum</i> | | | | | | | | | *** | 0.00 | 0.00 | 0.58 |
| <i>S. lilium</i> | | | | | | | | | | *** | 0.00 | 0.00 |
| <i>G. soricina</i> | | | | | | | | | | | *** | 0.00 |
| <i>G. commissarisi</i> | | | | | | | | | | | | *** |

8.5. Insectívoros

Se documentó un total de 8 especies de murciélagos insectívoros durante la temporada lluviosa del año 2012. Las especies consumidoras de insectos capturadas pertenecen a las familias Phyllostomidae con 4 especies, Mormoopidae con 2 especies, Emballonuridae con 1 especie y Vespertilionidae con 1 especie.

Se documentó un total de 17 elementos en la dieta de las 8 especies de murciélagos que consumieron insectos. Los elementos en la dieta de las diferentes especies pertenecen a los órdenes: Coleoptera, Hymenoptera, Homoptera, Plecoptera, Lepidoptera, Othoptera y Diptera (Cuadro N. 8).

Cuadro N. 8. Ocurrencia de restos de insectos en las heces de murciélagos insectívoros entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | Sb | Pp | Mom | Lb | Le | Mim | Mc | Bd |
|--------------------|----|----|-----|----|----|-----|----|----|
| Coleoptera | | | | | | | | |
| Carabidae | 1 | | | | | | 1 | |
| Scarabeidae | | | | | | 1 | | 1 |
| Tenebrionidae | | | | | | | | 1 |
| Elateridae | | 5 | | | 1 | | | |
| Curculionidae | 1 | 3 | | | | | 1 | |
| Dysticidae | | 1 | | | | | | |
| Coleoptera varios | 5 | 11 | 2 | 2 | 2 | 3 | 5 | 5 |
| Hymenoptera | | | | | | | | |
| Formicidae | | 2 | | | | 1 | | |
| Hymenoptera varios | | 1 | | | | 3 | | |
| Homoptera | | | | | | | | |
| Cicadidae | | | | | | | | 1 |
| Orthoptera | | | | | | | | |
| Gryllotalpidae | | 3 | | | | | | |
| Orthoptera varios | | | | | | 1 | 2 | |
| Plecoptera | | | | | | | | |
| Plecoptera | | | | | | | | 2 |
| Diptera | | | | | | | | |
| Drosophilidae | | 1 | | | | | | |
| Diptera varios | | 1 | | | | | | |
| Lepidoptera | | | | | | | | |
| Lepidoptera | | 3 | | | | | | 1 |
| Otros | | | | | | | | |
| Artropodos varios | 3 | 11 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 5 |

Clave para la identificación de especies: Sb=*Saccopteryx bilineata*, Pp=*Pteronotus parnellii*, Mom= *Mormoops megalophylla*, Lb=*Lamproncycteris brachyotis*, Le=*Lophostoma evotis*, Mim=*Microncycteris microtis*, Mc=*Mimon cozumelae*, Bd=*Bauerus dubiaquercus*.

8.5.1. Amplitud de nicho de insectívoros

Los resultados de amplitud de nicho trófico de las diferentes especies muestran que *P. parnellii* es la especie que presenta el valor más alto de la medida de Levinz estandarizada, seguido por

8.6. Carnívoros

Dos de las especies de murciélagos capturados consumieron vertebrados durante la temporada lluviosa del año 2012, estas fueron *L. brachyotis* y *T. cirrhosus* pertenecientes a la familia Phyllostomidae. Dicho consumo se determinó en ambos casos a través del hallazgo de fragmentos de huesos en las heces.

8.7. Morfología alar

Se trazó el contorno del ala de 260 individuos de 24 especies de murciélagos. A partir de los contornos alares, se estimaron tres parámetros de forma y tamaño del ala de acuerdo con las definiciones de Norberg y Rayner (1987), (Carga alar; Índice de la forma alar, Índice de la punta alar).

Cuadro N. 11. Parámetros ecomorfológicos de acuerdo con las definiciones de Norberg y Rayner (1987) de las 24 especies de murciélagos registradas entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Los valores representan los promedios. CA = Carga alar; IFA = Índice de la forma alar; IPA = Índice de la punta alar; Desvest = Desviación estándar.

| Especie | n | CA (Newtons/m ²) | Desvest | IFA | Desvest | IPA | Desvest |
|-------------------------|----|---------------------------------|---------|-------|---------|-------|---------|
| <i>A. jamaicensis</i> | 46 | 17.045 | 2.163 | 6.213 | 0.412 | 2.459 | 1.020 |
| <i>A. lituratus</i> | 35 | 17.186 | 2.067 | 6.269 | 0.390 | 1.924 | 0.978 |
| <i>C. senex</i> | 2 | 15.661 | 0.902 | 6.430 | 0.338 | 1.496 | 0.123 |
| <i>V. caraccioli</i> | 2 | 13.954 | 1.877 | 6.425 | 0.085 | 2.301 | 0.411 |
| <i>P. helleri</i> | 12 | 12.690 | 1.179 | 6.282 | 0.274 | 2.533 | 1.401 |
| <i>U. bilobatum</i> | 6 | 12.290 | 1.581 | 6.028 | 0.228 | 2.176 | 0.808 |
| <i>Ch. villosum</i> | 2 | 10.373 | 1.605 | 6.329 | 0.245 | 2.319 | 0.180 |
| <i>S. lilium</i> | 2 | 12.114 | 0.739 | 6.653 | 0.240 | 1.599 | 0.181 |
| <i>A. watsoni</i> | 32 | 8.893 | 1.369 | 6.258 | 0.461 | 2.425 | 1.003 |
| <i>A. phaeotis</i> | 10 | 9.409 | 0.968 | 6.370 | 0.342 | 2.431 | 1.539 |
| <i>C. perspicillata</i> | 33 | 11.656 | 1.118 | 5.880 | 0.264 | 2.090 | 1.165 |
| <i>C. sowelli</i> | 25 | 10.852 | 1.521 | 5.962 | 0.364 | 2.719 | 1.312 |
| <i>G. soricina</i> | 6 | 9.458 | 0.814 | 6.470 | 0.348 | 3.196 | 1.116 |
| <i>G. commissarisi</i> | 3 | 8.508 | 0.019 | 6.350 | 0.172 | 2.973 | 0.808 |
| <i>L. obscura</i> | 1 | 7.000 | **** | 6.175 | **** | 3.750 | **** |
| <i>T. cirrhosus</i> | 1 | 12.250 | **** | 5.766 | **** | 2.255 | **** |

| | | | | | | | |
|------------------------|----|--------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>L. evotis</i> | 2 | 11.351 | 2.312 | 5.459 | 0.363 | 2.100 | 0.094 |
| <i>L. brachyotis</i> | 1 | 8.909 | **** | 5.523 | **** | 1.995 | **** |
| <i>M. cozumelae</i> | 3 | 8.428 | 0.552 | 5.526 | 0.057 | 3.205 | 0.324 |
| <i>M. microtis</i> | 3 | 6.717 | 0.917 | 5.526 | 0.162 | 3.779 | 1.420 |
| <i>B. dubiaquercus</i> | 4 | 10.038 | 0.489 | 6.361 | 0.364 | 2.077 | 1.057 |
| <i>P. parnellii</i> | 26 | 9.677 | 1.386 | 6.215 | 0.382 | 1.677 | 1.096 |
| <i>M. megalophylla</i> | 1 | 7.885 | **** | 6.644 | **** | 1.550 | **** |
| <i>S. bilineata</i> | 2 | 5.019 | 0.307 | 6.898 | 0.321 | 2.079 | 0.422 |

Las especies que presentaron los valores más altos de Carga alar (CA) son *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *C. senex* y *V. caraccioli*, mientras que *S. bilineata*, *M. microtis*, *L. obscura* y *M. megalophylla* son las especies con menor CA. En cuanto al Índice de la forma alar (IFA) las especies que presentaron los valores más altos son *S. bilineata*, *S. liliium*, *M. megalophylla* y *G. soricina*, mientras que *L. evotis*, *M. cozumelae*, *M. microtis* y *L. brachyotis* son las especies con menor IFA. Finalmente, las especies que presentaron los valores más altos del Índice de la punta alar (IPA) son *M. microtis*, *L. obscura*, *M. cozumelae*, *G. soricina* y *G. commissarisi*, mientras que *C. senex*, *M. megalophylla*, *S. liliium* y *P. parnellii* son las especies con menor IPA (Cuadro N. 11).

8.8. Análisis de componentes principales

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) empleando los valores medios de los tres parámetros alares estimados (CA, IFA, IPA) para las diferentes especies; los valores fueron transformados a su forma logarítmica. Los factores considerados para el análisis son el CP1 con el 49.87 % de la varianza y el CP2 con el 34 % de la varianza; en conjunto explican el 83.87 % de la varianza. El CP3 no fue tomado en cuenta debido a que presenta una varianza explicativa menor al 20 % (Cuadro N. 12). El CP1 tiene una correlación positiva con el IPA y una correlación negativa con la CA y el IFA, mientras que el CP2 tiene una correlación positiva con el IFA y una correlación negativa con la CA (Cuadro N. 13 y Figura N. 5).

Cuadro N. 12. Varianza explicada por los tres factores del análisis de componentes principales de los parámetros alares.

| | CP1 | CP2 | CP3 |
|------------------|-------|--------|--------|
| Eigenvalor | 1.496 | 1.02 | 0.484 |
| Variabilidad (%) | 49.87 | 34.002 | 16.129 |
| % acumulado | 49.87 | 83.871 | 100 |

Cuadro N. 13. Correlaciones entre los parámetros alares y los factores considerados en el análisis de componentes principales de los parámetros alares.

| | CP1 | CP2 |
|------------------------------|--------|--------|
| CA (Newtons/m ²) | -0.628 | -0.688 |
| IFA | -0.582 | 0.739 |
| IPA | 0.873 | -0.003 |

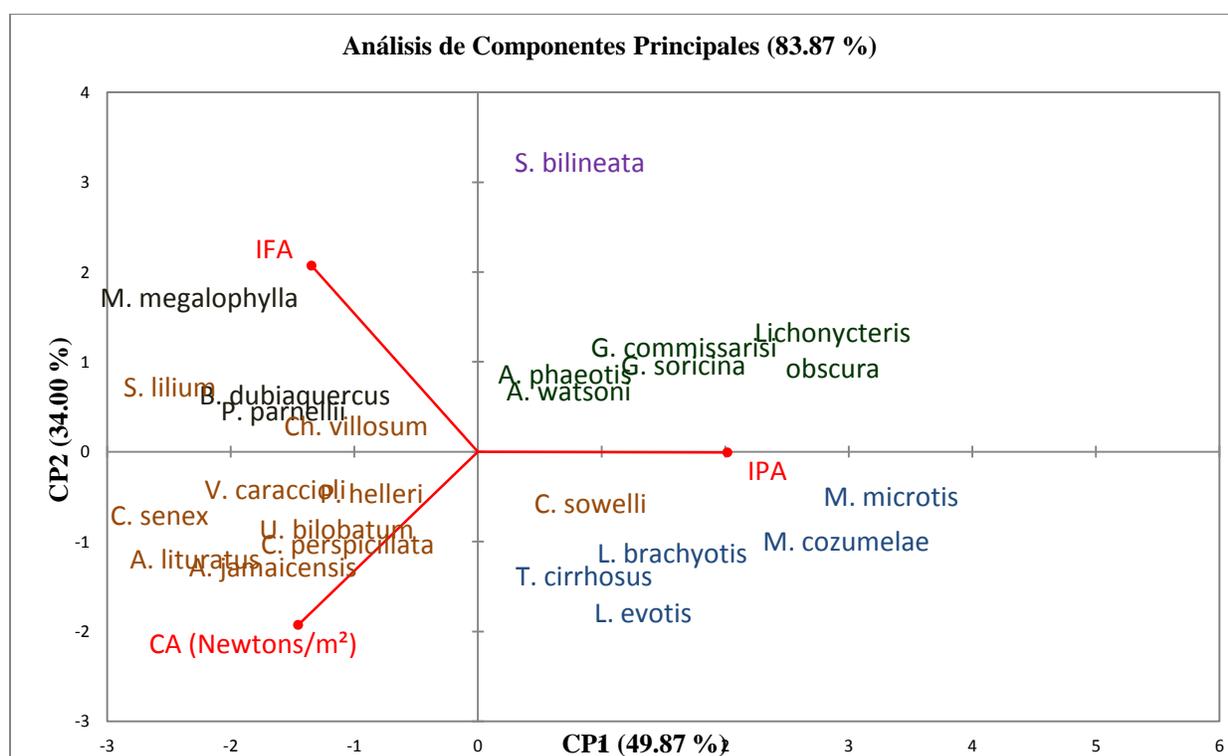


Figura N. 5. Análisis de componentes principales (ACP) de los parámetros alares de las 24 especies de murciélagos registradas entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá. Cada color corresponde a uno de los grupos identificados.

En base a la distribución de las especies en los componentes principales (CP1 y CP2) se identificaron cinco grupos. Un grupo constituido por las especies de talla grande y mediana de la subfamilia Stenodermatinae y las especies de la subfamilia Carollinae (*A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *U. bilobatum*, *C. senex*, *V. caraccioli*, *P. helleri*, *Ch. villosum*, *S. lilium*, *C. perspicillata* y *C. sowellii*) (color naranja); otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Phyllostominae (*T. cirrhosus*, *L. brachyotis*, *L. evotis*, *M. cozumelae* y *M. microtis*) (color azul); otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Glossophaginae y las especies de talla pequeña del género *Artibeus* (*L. obscura*, *G. soricina*, *G. commissarisi*, *A. watsoni* y *A. phaeotis*) (color verde); otro grupo constituido por las especies de la familias Mormoopidae y Vespertilionidae (*P. parnelli*, *M. megalophylla* y *B. dubiaquercus*) (color negro); y un grupo constituido únicamente por *Saccopteryx bilineata* (color morado) la cual no se agrupo con ninguna de las especies (Figura N. 5).

8.9. Ecomorfología

Mediante la integración de la información de la morfología alar y los hábitos alimentarios de las diferentes especies se realizaron inferencias acerca de las capacidades del vuelo y de las posibles estrategias de forrajeo. Se agrupó a las especies en cuatro gremios funcionales: insectívoros aéreos de espacios cerrados, insectívoros asechadores, carnívoros y frugívoros.

8.10. Estrategias de forrajeo

Insectívoros aéreos de espacios cerrados: Este grupo está constituido por *P. parnelli*, *M. megalophylla*, *B. dubiaquercus* y *S. bilineata*. Las especies de mormópidos (*P. parnelli* y *M. megalophylla*) presentan valores de CA e IFA promedio y valores bajos del IPA con las puntas del ala redondeadas, estos resultados permiten predecir velocidades de vuelo y agilidad promedio y una baja maniobrabilidad, cazando insectos en pleno vuelo en espacios semi-abiertos. *B. dubiaquercus* presenta valores de CA, IFA e IPA promedio, lo cual permite predecir velocidades de vuelo, agilidad y maniobrabilidad promedio, cazando insectos en pleno vuelo en espacios semi-abiertos. *B. dubiaquercus* presenta valores más altos de CA en relación a las dos especies

de mormópidos lo que sugiere mayor velocidad de vuelo para esta especie. *S. bilineata* presenta valores bajos de CA y valores promedio del IFA e IPA con las puntas del ala redondeadas, lo cual permite predecir un vuelo lento y maniobrable, cazando insectos en pleno vuelo en espacios semi-abiertos.

Insectívoros acechadores (gleaners): Este grupo está constituido por *L. evotis*, *L. brachyotis*, *M. cozumelae* y *M. microtis*. Estas especies se caracterizan por presentar valores de CA promedio, los más bajos reportados para la familia. El IFA es bajo en todas las especies y el IPA es relativamente alto con puntas del ala redondeadas, estos resultados permiten predecir velocidades de vuelo bajas o promedio y una alta maniobrabilidad, lo cual les permite mantener un vuelo sostenido cazando insectos posados en alguna superficie en espacios donde la vegetación es densa.

Carnívoros: Este grupo está constituido por *T. cirrhosus* y *L. brachyotis*. Estas especies se caracterizan por presentar valores de CA promedio, el IFA es bajo y el IPA es relativamente alto, estos resultados permiten predecir un vuelo lento y sumamente ágil y maniobrable, lo cual les permite mantener un vuelo sostenido cazando vertebrados que toman de una superficie en espacios donde la vegetación es densa.

Frugívoros: Este grupo está constituido por *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *A. phaeotis*, *U. bilobatum*, *P. helleri*, *Ch. villosum*, *S. lilium*, *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *G. soricina* y *G. commissarisi*. Las especies de la subfamilia Stenodermatinae (*A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *A. phaeotis*, *U. bilobatum*, *P. helleri*, *Ch. villosum* y *S. lilium*) presentan valores de CA promedio y por encima del promedio, el IFA es promedio y el IPA es relativamente alto, lo cual sugiere en principio que poseen velocidades de vuelo relativamente altas y una baja maniobrabilidad, no obstante sus alas son muy anchas, lo cual compensa la alta CA permitiéndoles reducir sus velocidades de vuelo, permitiéndoles una gran maniobrabilidad. Las especies de la subfamilia Carollinae (*C. perspicillata* y *C. sowellii*) presentan valores de CA promedio, el IFA es bajo y el IPA es promedio, lo cual permite predecir velocidades de vuelo y maniobrabilidad promedio, al igual que en la subfamilia Stenodermatinae las alas de las especies de *Carollia* son bastante anchas lo que les permite tener una gran maniobrabilidad. Las especies

de la subfamilia Glossophaginae (*G. soricina* y *G. commissarisi*) presentan valores de presentan valores de CA promedio, el IFA es bajo y el IPA es relativamente alto, lo cual permite predecir velocidades de vuelo y maniobrabilidad promedio, al igual que en las subfamilias Stenodermatinae y Carrollinae las alas de las especies de *Glossophaga* son bastante anchas lo que les permite tener una gran maniobrabilidad. Todas las especies de frugívoros potencialmente toman su alimento en espacios donde la vegetación es densa y están capacitados para realizar un vuelo sostenido, lo cual les permite la recolección de alimentos estáticos en pleno vuelo.

Para *C. senex*, *V. caraccioli* y *L. obscura* no se obtuvo evidencia acerca de su dieta, pero los demás miembros de las subfamilias a las que pertenecen estas especies se agrupan dentro del gremio funcional de los frugívoros, por lo cual se sugiere que estas especies forman parte de este grupo y obtienen su alimento de la misma manera.

8.11. Análisis de correspondencia canónico

Se realizó un análisis de correspondencia canónico (ACC) bajo el supuesto de que la morfología alar tiene relación con la dieta de las diferentes especies, para tal efecto se utilizó los valores medios de los tres parámetros alares estimados (IPA, IFA, IPA), así como el número de hallazgos de cada categoría de la dieta de cada especie. El análisis se dividió en dos partes, una para los murciélagos que consumieron frutos y una para los murciélagos que consumieron insectos.

8.11.1. Frugívoros

Los resultados de la prueba de permutación del ACC para los murciélagos frugívoros indican que la morfología alar no se relacionan de manera lineal con la dieta de las especies, esto debido a que el valor de p calculado es mayor al nivel de significancia ($\alpha = 0.05$) por lo tanto no se puede rechazar la hipótesis nula (H_0) (Cuadro N. 14).

Cuadro N. 14. Resultados de la prueba de permutación del ACC de las 12 especies de murciélagos que se alimentaron de frutos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | |
|---------------|-------|
| Permutaciones | 1000 |
| Pseudo F | 1.426 |
| p-valor | 0.083 |
| alfa | 0.050 |

Hipótesis nula (H₀): La morfología alar no está linealmente relacionada con la dieta de los murciélagos.

Hipótesis alterna (H_a): La morfología alar está linealmente relacionada con la dieta de los murciélagos.

Los factores considerados para el análisis son el F1 con el 51.67 % de la inercia restringida y el F2 con el 30.37 % de la inercia restringida; en conjunto explican el 82.05 % de la inercia restringida. El F3 no fue tomado en cuenta debido a que presenta una inercia restringida menor al 20 %. La inercia total de los dos factores más explicativos es menor al 30 %, esto sustenta los resultados de la prueba de permutación y nos indica que la morfología alar no explica los ítems encontrados en la dieta de los murciélagos frugívoros (Cuadro N. 15 y Figura N. 6).

Cuadro N. 15. Valor propio y porcentajes de inercia de los diferentes factores considerados en el ACC de las 12 especies de murciélagos que se alimentaron de frutos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | F1 | F2 | F3 |
|-------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Valor propio | 0.543 | 0.319 | 0.189 |
| Inercia restringida (%) | 51.675 | 30.373 | 17.952 |
| % acumulado | 51.675 | 82.048 | 100.000 |
| Inercia total | 18.004 | 10.582 | 6.255 |
| % acumulado (%) | 18.004 | 28.586 | 34.840 |

Cuadro N. 16. Resultados de la prueba de permutación del ACC de las 8 especies de murciélagos que se alimentaron de insectos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | |
|---------------|-------|
| Permutaciones | 1000 |
| Pseudo F | 0.870 |
| p-valor | 0.712 |
| alfa | 0.050 |

Hipótesis nula (H₀): La morfología alar no está linealmente relacionada con la dieta de los murciélagos.

Hipótesis alterna (H_a): La morfología alar está linealmente relacionada con la dieta de los murciélagos.

Los factores considerados para el análisis son el F1 con el 53.36 % de la inercia restringida y el F2 con el 31.65 % de la inercia restringida; en conjunto explican el 85.01 % de la inercia restringida. El F3 no fue tomado en cuenta debido a que presenta una inercia restringida menor al 20 %. La inercia total de los dos factores más explicativos es menor al 30 %, esto sustenta los resultados de la prueba de permutación y nos indica que la morfología alar no explica los ítems encontrados en la dieta de los murciélagos insectívoros (Cuadro N. 17 y Figura N. 7).

Cuadro N. 17. Valor propio y porcentajes de inercia de los diferentes factores considerados en el ACC de las 8 especies de murciélagos que se alimentaron de insectos entre los meses de junio-noviembre del año 2012 en el Parque Nacional Laguna Lachuá.

| | F1 | F2 | F3 |
|-------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Valor propio | 0.284 | 0.168 | 0.080 |
| Inercia restringida (%) | 53.359 | 31.653 | 14.988 |
| % acumulado | 53.359 | 85.012 | 100.000 |
| Inercia total | 18.303 | 10.858 | 5.141 |
| % acumulado (%) | 18.303 | 29.161 | 34.302 |

8.12. Estructura trófica de la comunidad de murciélagos

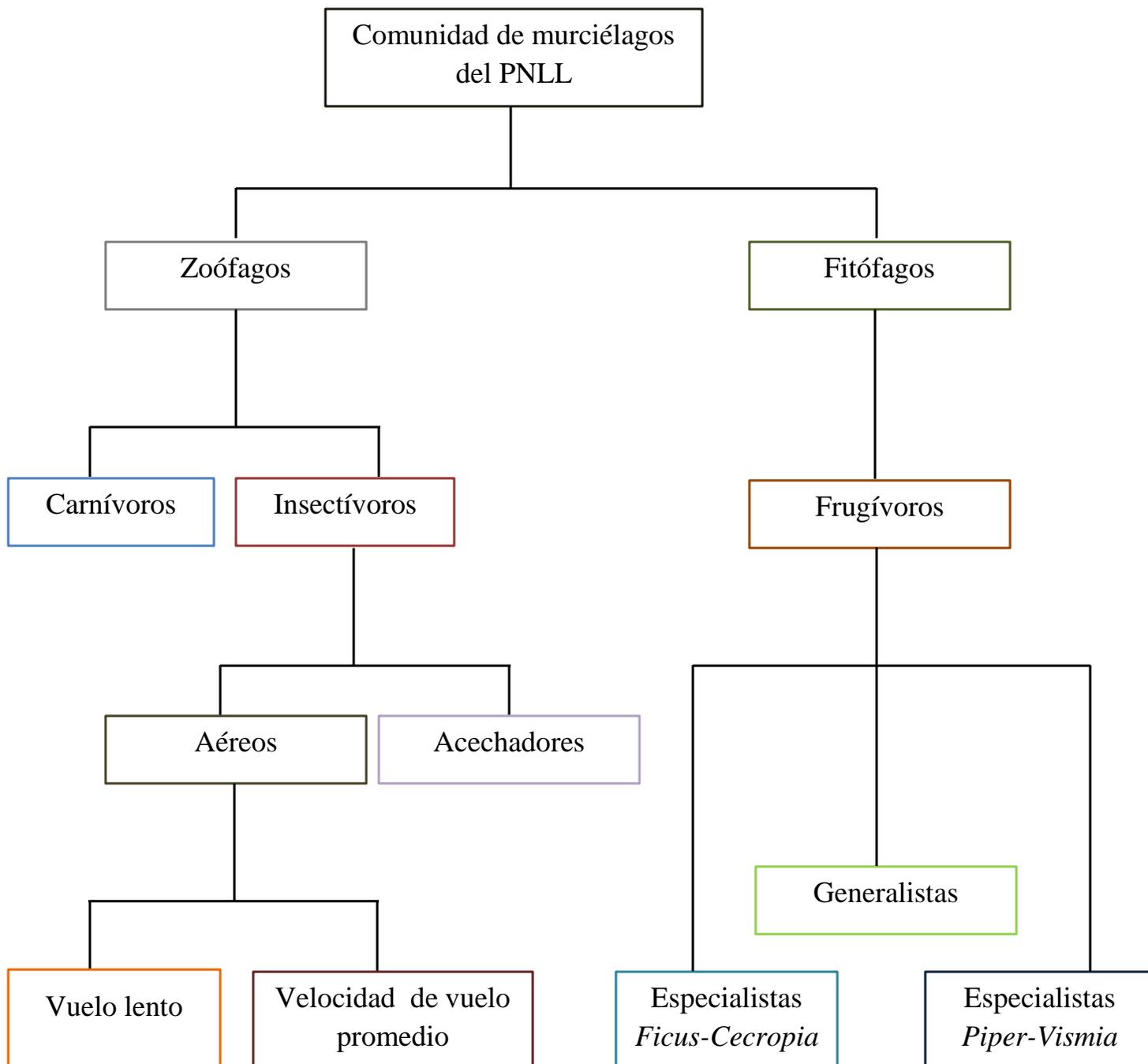


Figura N. 8. Diagrama de la estructura trófica de la comunidad de murciélagos del Parque Nacional Laguna Lachuá.

9. Discusión

9.1. Composición de la comunidad de murciélagos

En el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL) coexisten por lo menos 24 especies de murciélagos. Esta cifra corresponde al 23.5 % de los murciélagos reportados para el territorio guatemalteco (McCarthy y Pérez 2006, p.625; Pérez, y otros 2012, p. 1106). Las especies registradas pertenecen a cuatro familias y 19 géneros. El 83.33 % (20) de las especies pertenecen a la familia Phyllostomidae y el 16.66 % restante pertenecen a las familias Mormoopidae (2), Emballonuridae (1) y Vespertilionidae (1). Este patrón coincide con lo reportado por otros autores que han trabajado en la región neotropical, en el cual los ensambles de especies están fuertemente dominados por representantes de la familia Phyllostomidae (Castro-Luna, Sosa y Castillo-Campos 2007, p. 223; Delgado-Jaramillo, Machado, García y Ochoa 2011, p. 1762-1763; Sampaio y otros 2003, p. 23-24; Vargas, Aguirre, Galarza y Gareca 2008, p. 301). El alto número de especies de la familia Phyllostomidae en las comunidades de murciélagos neotropicales, se justifica debido a que esta es la familia tróficamente más diversa, no solo entre los murciélagos, sino entre todos los mamíferos, incluyendo especies que se alimentan de insectos, frutas, néctar, vertebrados y sangre (Giannini y Kalko 2004, p. 2009; Fenton y otros 1992, p. 440).

Por lo general, las comunidades de murciélagos están compuestas por un número relativamente pequeño de especies comunes y de amplia distribución geográfica, acompañadas de un número variable de especies poco comunes que por lo general son de amplia distribución geográfica (Fleming 1986, p. 146). La comunidad de murciélagos del PNLL no es la excepción, está compuesta por un grupo de especies que se pueden considerar como comunes (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. watsoni*, *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *P. parnellii*), acompañadas por especies que ocurren en medianas (*A. phaeotis*, *P. helleri*) y bajas abundancias (*U. bilobatum*, *G. soricina*, *B. dubiaquercus*, *G. commissarisi*, *L. brachyotis*, *M. microtis*, *M. cozumelae*, *C. senex*, *L. evotis*, *Ch. villosum*, *S. bilineata*, *S. lilium*, *V. caraccioli*, *T. cirrhosus*, *L. obscura* y *M. megalophylla*).

El uso de funciones asintóticas ajustadas a modelos de acumulación de especies proporciona sustento acerca de la calidad del inventario faunístico realizado (Moreno y Halffter 2000, p.153; Jiménez y Hortal 2003, 154). El inventario de murciélagos realizado para el PNLL muestra un nivel satisfactorio de riqueza registrado, además de indicar un buen ajuste de la función asintótica al modelo de Clench, debido a que el coeficiente de determinación (r^2) presenta un valor cercano a uno. El modelo de Clench predice que la curva alcanza su asíntota a las 28.5 especies para el PNLL. El valor de la asíntota corresponde a la riqueza total de murciélagos estimada para el sitio (Moreno y Halffter 2000, p.153; Jiménez y Hortal 2003, 154), por lo que se registró el 84 % de la riqueza estimada.

Por otra parte, el modelo predice que se necesitan 105 unidades de esfuerzo que corresponden a 34,020 m. hr. red, para registrar el 95 % de los murciélagos del lugar. A medida que el inventario se va completando se hace más difícil capturar especies nuevas (Moreno y Halffter 2000, p.153). Cuando los inventarios demuestran un nivel satisfactorio de riqueza registrado, el esfuerzo para aumentar la proporción de fauna encontrada puede ser desproporcionadamente elevado (Jiménez y Hortal 2003, 154). Como lo es el caso del PNLL en el cual se estima que se necesitan 78 unidades de esfuerzo más para aumentar un 11 % (3 especies) el porcentaje de riqueza registrado. La pendiente de la curva de acumulación de especies a las 27 unidades de esfuerzo es de 0.006. Está pendiente al ser menor de 0.1 nos confirma que hemos logrado un inventario bastante completo y fiable, lo cual se puede percibir al observar la forma de la curva (Figura N. 4).

Cabe resaltar que la predicción de la riqueza de murciélagos para el PNLL solo toma en cuenta especies que pueden ser capturadas a través de redes de niebla a nivel del suelo, debido a que únicamente con este método se generó la distribución de las capturas a lo largo del período de muestreo. Esto sugiere que el número de especies que coexisten en el PNLL es potencialmente mayor a lo estimado. Un número considerable de especies principalmente insectívoras evaden las redes de niebla, ya sea porque vuelan en el dosel o por encima del dosel del bosque o porque poseen la capacidad de detectar las redes. Diferentes métodos de capturas registran efectivamente diferentes conjuntos de especies, por lo general la baja diversidad reportada para las familias Molossidae y Emballonuridae y la subfamilia Phyllostominae (Familia:

Phyllostomidae) se asocia a estudios de corto plazo que solo utilizan redes de niebla a nivel del suelo como método de muestreo (Simmons y Voss 1998, p. 190). Este patrón coincide con lo reportado en este estudio para el PNLL en el cual únicamente se reportó cinco especies de Phyllostominos, una especie de emballonurido, y ninguna especie de molossido.

9.2. Hábitos alimentarios

Se obtuvo evidencia de la dieta del 87.5 % (21) de las especies de murciélagos capturadas. Se documentó un consumo diferencial entre las especies, encontrando especies que se alimentaron de frutos (12), insectos (8) y vertebrados (2).

9.3. Frugívoros

Doce especies pertenecientes a la familia Phyllostomidae constituyen el gremio de los murciélagos frugívoros del PNLL, diez de ellas poseen hábitos frugívoros primarios (subfamilias Carollinae y Stenodermatinae) y dos de ellas aparentan ser frugívoros estacionales (subfamilia Glossophaginae). Es ampliamente conocido que los murciélagos de la subfamilia Glossophaginae son de hábitos nectarívoros primarios y que son polinizadores de un gran número de plantas, sin embargo incluyen frutas e insectos en sus dietas de forma estacional (Reid 2009, p. 105). Algunos autores reportan que el máximo número de ocurrencia de semillas en las heces de los glossophagineos se da durante los períodos de lluvia (Heithaus, Fleming y Opler 1975, p. 846; Soriano, Sosa y Rossell 1991, p. 265).

El gremio de los murciélagos frugívoros del PNLL consumió 31 especies de frutos representados en su mayoría por plantas pertenecientes a las familias Moraceae (*Ficus*), Piperaceae (*Piper*), Cecropiaceae (*Cecropia*) y Clusiaceae (*Vismia*). Este grupo de plantas también caracteriza la dieta de los murciélagos frugívoros de otras localidades en el neotrópico (López y Vaughan 2007, p. 303; Lou y Yurrita 2005, p. 91; Olea-Wagner, Lorenzo, Naranjo, Ortiz y León 2007, p. 195).

El patrón de utilización de los frutos fue diferente entre especies, la mayoría mostró un mayor consumo hacia ciertos géneros o especies de plantas. Al igual que lo reportado por López (1996) para la estación biológica La Selva en Costa Rica y lo reportado por Lou y Yurrita (2005) para Yaxhá en Petén, Guatemala, los murciélagos frugívoros de la comunidad del PNLL tienden a consumir uno o dos géneros de frutos y complementar su dieta con otras especies. La selectividad de los murciélagos se refleja en la proporción de hallazgos de los diferentes ítems de dieta en las diferentes especies. Se identificó un grupo de especies que se alimentaron en mayor proporción de plantas de los géneros *Ficus* y *Cecropia*, otro grupo de especies que se alimentó en mayor proporción de plantas de los géneros *Piper* y *Vismia* y un grupo de especies que se pueden considerar como generalistas (Cuadro N.5).

Fleming (1986) concluyó que la evolución en la selección del alimento por parte de los murciélagos frugívoros involucra: (1) la especialización en un grupo de plantas núcleo cuyo fruto se encuentra disponible durante todo el año y (2) la adición oportunista de otros grupos de plantas a esta dieta núcleo (Fleming 1986 (b), p. 105). Postulo que la especialización trófica en los murciélagos frugívoros, que por lo general consumen una amplia variedad de frutos tiene diferentes vías y se encuentra influenciada por factores extrínsecos e intrínsecos que definen la utilización de los frutos. Discute que una manera de tener una alimentación selectiva dentro de una dieta generalista puede evolucionar vía especialización secuencial, es decir, especializándose en especies de plantas que se vuelven estacionalmente disponibles; argumenta que otra manera es tener una especialización no-estacional en un grupo de plantas núcleo (Fleming 1986 (b), p. 106).

La especialización de los murciélagos frugívoros del PNLL hacia un grupo de plantas núcleo se da de manera no-estacional en todas las especies. Sin embargo, las especies del género *Carollia* muestran también una especialización secuencial en plantas del género *Vismia*, las cuales se caracterizan por tener grandes producciones de fruto durante pocos meses del año (Loayza, Ríos y Larrea-Alcázar 2006; p. 17).

La variedad de frutos consumidos por las diferentes especies de murciélagos del PNLL se refleja en los resultados de amplitud de nicho trófico, los cuales evidencian una dieta generalista en la

mayoría de las especies, siendo las especies del género *Artibeus* las que presentan un nicho trófico más amplio. Este patrón coincide con lo reportado por otros autores que han definido a las especies del género *Artibeus* como generalistas (Olea-Wagner y otros 2007, p. 198). Fleming (1986) describe que la amplitud del nicho trófico está influenciada por una amplia variedad de factores extrínsecos e intrínsecos. Entre los factores extrínsecos se incluyen la abundancia espacio-temporal de frutos y su accesibilidad, el tamaño y su valor nutricional; entre los factores intrínsecos se incluyen el tamaño del frugívoro, su estado reproductivo y estatus social (Fleming 1986, p. 106).

El traslape de nicho trófico entre las 12 especies que consumieron frutos durante la época de estudio, reveló que existe un mayor traslape entre especies a nivel genérico, lo cual coincide con lo reportado por López (1996) quien describió que existe un mayor traslape entre congéneres. Los valores de traslape de nicho trófico más altos los presentaron *C. sowellii* y *C. perspicillata* seguidas de *A. lituratus* y *P. helleri* y *A. jamaicensis* y *A. lituratus* (Cuadro N. 7).

9.4. Insectívoros

Ocho especies pertenecientes a las familias Phyllostomidae, Mormoopidae, Emballonuridae y Vespertilionidae constituyen el gremio de los murciélagos insectívoros del PNLL, siete de ellas se alimentaron únicamente de insectos y una de ellas consumió un vertebrado (*L. brachyotis*). El 50% de las especies de murciélagos que consumieron insectos durante época de estudio pertenecen a la familia Phyllostomidae (subfamilia Phyllostominae).

Se evidenció el consumo de 17 elementos en la dieta del gremio de los murciélagos insectívoros del PNLL representados en su mayoría por insectos pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Homoptera, Plecoptera, Lepidoptera, Othoptera y Diptera (Cuadro N. 8). Estos órdenes de insectos han sido reportados en la dieta de murciélagos insectívoros previamente (Whitaker y otros 2009, p. 581-586).

El orden de los coleópteros represento alrededor del 50% de hallazgos en la dieta de todas las especies, con excepción de *M. microtis* que los coleópteros solo representaron alrededor del 30%

de su dieta. Sin embargo, el patrón de utilización de los diferentes órdenes de insectos fue diferencial entre especies, la mayoría mostró un mayor consumo hacia uno o dos órdenes de insectos y complemento su dieta con otros órdenes. La variedad de insectos consumidos por las diferentes especies de murciélagos del PNLL se evidencia en los análisis de amplitud de nicho, siendo *P. parnellii* y *M. microtis* las especies que presentan un nicho trófico más amplio.

El traslape de nicho trófico entre las 8 especies que consumieron insectos durante la época de estudio, reveló que existe un alto traslape entre la dieta de las diferentes especies. Los valores de traslape de nicho trófico más altos los presentaron *S. bilineata* y *M. megalophylla* seguidas de *P. parnellii* y *L. evotis* y *M. megalophylla* y *L. brachyotis* (Cuadro N. 10). No existe necesariamente una relación directa entre el grado de traslape y el grado de competencia entre las especies (Colwell y Futuyma 1971, p. 575), el alto valor de traslape entre las especies de murciélagos que consumieron insectos en el PNLL es el resultado del alto consumo de coleópteros por parte de la mayoría de especies.

9.5. Carnívoros

Dos especies pertenecientes a la familia Phyllostomidae constituyen el gremio de los murciélagos carnívoros del PNLL, *T. cirrhosus* se alimentó únicamente de vertebrados y *L. brachyotis* se alimentó de insectos y un animal vertebrado. El consumo de vertebrados se determinó a través de la identificación de fragmentos de huesos en las heces de ambas especies. Se considera que *T. cirrhosus* se alimentó de *Dendropsophus microcephalus* una pequeña rana de alrededor de 3 cm. de longitud perteneciente a la familia Hylidae, esto se concluyó en base a los siguientes aspectos: (1) El individuo fue capturado en un parche de bosque inundable a las orilla de la Laguna Lachuá en la cual se encontraban decenas de ranas vocalizando, (2) no se encontró pelos, uñas o alguna otra estructura que evidenciara que se trata de algún otro taxón de vertebrado y (3) en la bibliografía describen que *T. cirrhosus* se alimenta principalmente de ranas (Reid 2009, p. 103). En cuanto a *L. brachyotis* no fue posible identificar el taxa de vertebrado que esta especie consumió.

9.6. Morfología alar

El diseño del ala de los murciélagos tiene enormes implicaciones en el desempeño y comportamiento de vuelo. La selección natural ha moldeado la forma del ala de los murciélagos de manera que posee características que les brindan las condiciones óptimas para alimentarse, es decir, la morfología del ala de los murciélagos ha evolucionado para satisfacer las necesidades de vuelo durante la búsqueda y obtención del alimento. La variabilidad interespecífica en la morfología alar de los murciélagos permite predecir el rol ecológico de las especies. Ciertas combinaciones de los índices de Carga alar (CA), índice de la forma alar (IFA) e índice de la punta alar (IPA) son característicos de diferentes grupos de murciélagos (Norberg y Rayner 1987, p. 335-427). Al comparar los datos obtenidos con los descritos por Norberg y Rayner (1987) se pudo inferir acerca del tipo de vuelo de las diferentes especies de murciélagos capturadas.

El espacio morfológico ocupado por las diferentes especies de murciélagos capturadas en el PNLL fue evaluado a través de la combinación de los valores de CA, IFA e IPA, los cuales fueron sometidos a un análisis de ordenación (ACP). La distribución de las especies en el plano bidimensional fue determinada por el CP1 y el CP2 los cuales explican el 83.87 % de la varianza del fenómeno (Cuadro N. 14). El CP1 tiene una correlación positiva con el IPA y una correlación negativa con la CA y el IFA, mientras que el CP2 tiene una correlación positiva con el IFA y una correlación negativa con la CA (Cuadro N. 13 y Figura N. 5).

Se identificaron cinco grupos en base a la distribución de las especies en los componentes principales. Un grupo constituido por las especies de talla grande y mediana de la subfamilia Stenodermatinae y las especies de la subfamilia Carrollinae (*A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *U. bilobatum*, *C. senex*, *V. caraccioli*, *P. helleri*, *Ch. villosum*, *S. lilium*, *C. perspicillata* y *C. sowelli*), el cual se caracteriza por presentar los valores más altos de CA; otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Phyllostominae (*T. cirrhosus*, *L. brachyotis*, *L. evotis*, *M. cozumelae* y *M. microtis*), el cual se caracteriza por presentar valores de CA promedio y los valores de IFA más bajos para la familia; otro grupo constituido por las especies de la subfamilia Glossophaginae y las especies de talla pequeña del género *Artibeus* (*L. obscura*, *G. soricina*, *G.*

commissarisi, *A. watsoni* y *A. phaeotis*), el cual se caracteriza por estar integrado por especies de talla corporal pequeña; otro grupo constituido por las especies de la familias Mormoopidae y Vespertilionidae (*P. parnelli*, *M. megalophylla* y *B. dubiaquercus*), el cual se caracteriza por presentar valores promedio de CA y IFA; y un grupo constituido únicamente por *S. bilineata* la cual no se agrupo con ninguna de las especies y se caracteriza por presentar valores bajos de CA y IFA (Cuadro N. 11 y Figura N. 5).

9.7. Ecomorfología

Mediante la integración de la información de la morfología alar (capacidad de vuelo) y los hábitos alimentarios (dieta) de las diferentes especies se identificaron cuatro gremios funcionales: insectívoros aéreos de espacios cerrados, insectívoros acechadores, carnívoros y frugívoros. El gremio de los insectívoros aéreos de espacios cerrados está constituido por *P. parnelli*, *M. megalophylla*, *B. dubiaquercus* y *S. bilineata*; las especies de este grupo cazan insectos en pleno vuelo en espacios semi-abiertos, *P. parnelli*, *M. megalophylla* y *B. dubiaquercus* poseen velocidades de vuelos promedio a diferencia de *S. bilineata* que se caracteriza por presentar un vuelo lento. El gremio de los insectívoros acechadores está constituido por *L. evotis*, *L. brachyotis*, *M. cozumelae* y *M. microtis*; las especies de este grupo cazan insectos posados en alguna superficie en espacios donde la vegetación es densa, por lo que presentan velocidades de vuelo bajas o promedio y una alta maniobrabilidad. El gremio de los carnívoros está constituido por *T. cirrhosus* y *L. brachyotis*; las especies de este grupo cazan vertebrados posados en alguna superficie en espacios donde la vegetación es densa, por lo que presentan un vuelo lento y sumamente ágil y maniobrable. Por último el gremio de los frugívoros está constituido por *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *A. watsoni*, *A. phaeotis*, *U. bilobatum*, *P. helleri*, *Ch. villosum*, *S. lilium*, *C. perspicillata*, *C. sowellii*, *G. soricina* y *G. commissarisi*; las especies de este grupo toman su alimento en espacios donde la vegetación es densa y están capacitados para realizar un vuelo sostenido, lo cual les permite la recolección de alimentos estáticos en pleno vuelo, tienen la capacidad de alcanzar velocidades de vuelo promedio y altas, sin embargo sus alas son muy anchas, lo cual les permite reducir sus velocidades de vuelo brindándoles una gran maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987, p. 335-427).

Si bien los parámetros alares permiten predecir las capacidades de búsqueda y recolección del alimento no explican el patrón de utilización de los recursos por parte de las diferentes especies de murciélagos del PNLL. Esto debido a que los resultados de la prueba de permutación y la inercia total de los factores más explicativos del ACC indican que la morfología alar no se relacionan de manera lineal con la dieta de las especies. Por lo tanto, se deben considerar otras variables morfológicas que nos permitan describir de una manera más completa el fenómeno de los ítems encontrados en la dieta de las diferentes especies de murciélagos.

9.8. Estructura trófica de la comunidad de murciélagos

Los resultados sugieren que la morfología alar y sus implicaciones en las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica de las diferentes especies juegan un rol importante en la estructuración de las comunidades de murciélagos. En el PNLL la estructura trófica de la comunidad de murciélagos muestra una clara separación entre especies zoófagas y especies fitófagas. Este patrón coincide con lo reportado por Giannini y Kalko (2004) quienes evaluaron la estructura trófica de un ensamble de murciélagos phyllostomidos en la isla de Barro Colorado en Panamá.

Los murciélagos fitófagos se dividieron en tres grupos: especialistas en plantas de los géneros *Ficus-Cecropia*, especialistas en plantas de los géneros *Piper-Vismia* y generalistas. Las especies especialistas en plantas de los géneros *Ficus-Cecropia* pertenecen a la subfamilia Stenodermatinae. Este patrón respalda lo planteado por Goncalves y sus colaboradores (2008) quienes sugirieron que las especies de esta subfamilia (tribu Ectophyllini) son especialistas de plantas de los géneros *Ficus-Cecropia*, basados en su reporte de que las especies de esta subfamilia (tribu Ectophyllini) son especialistas de plantas del género *Cecropia* y lo reportado por Giannini y Kalko (2004) quienes describieron a las especies de esta subfamilia (tribu Ectophyllini) como especialistas de plantas del género *Ficus* (Giannini y Kalko 2004, p. 216; Goncalves, Gaona y Medellín 2008, p. 47). Las especies especialistas en plantas de los géneros *Piper-Vismia* pertenecen a la subfamilia Carrollinae; Giannini y Kalko (2004) y Goncalves y sus colaboradores (2008) describen a las especies de esta subfamilia como especialistas en plantas del género *Piper* (Giannini y Kalko 2004, p. 216; Goncalves, Gaona y Medellín 2008, p. 47).

Los murciélagos zoófagos se dividieron en dos grupos: carnívoros e insectívoros. Los murciélagos insectívoros, basados en la estrategia de forrajeo de las especies se subdividen en: insectívoros aéreos y "gleaners" o acechadores. Los insectívoros aéreos son aquellos que capturan los insectos con el patagio durante el vuelo; y los acechadores son aquellos de vuelo lento que recogen a sus presas del algún substrato (Patterson, Willig y Stevens 2003, p. 542). Entre los murciélagos insectívoros aéreos se puede encontrar un grupo de especies capaces de desarrollar velocidades de vuelo promedio (*P. parnellii*, *M. megalophylla* y *B. dubiaquercus*) y una especie de vuelo lento (*S. bilineata*).

9.9. Patrones de coexistencia entre especies

La hipótesis planteada postula que al incrementarse el número de especies de los gremios funcionales de la comunidad de murciélagos del PNLL se reduce la amplitud del nicho trófico de las especies que los conforman como un mecanismo que permite la coexistencia entre especies. Dicha hipótesis no pudo ser apoyada con los datos recabados durante los meses de estudio, sin embargo, se obtuvo evidencia de otros mecanismos que permiten la coexistencia entre especies, entre ellos destacan diferencias en: la abundancia relativa de las especies, las estrategias de forrajeo y la selectividad trófica de las especies.

Los datos recabados respaldan que las especies que coexisten en el PNLL difieren en los patrones de utilización del recurso trófico y que los diferentes grupos de murciélagos identificados utilizan diferentes mecanismos que permiten la coexistencia. En primer lugar como mecanismo de coexistencia general, la **selectividad trófica** nos permite clasificar a las especies en base a su dieta primaria. Dentro de esta clasificación, es posible explorar mecanismos de coexistencia específicos tales como la **especialización trófica** y la utilización de diferentes **estrategias de forrajeo**. Si bien la morfología alar y la dieta de las especies permiten realizar inferencias acerca de la estructura de la comunidad y de los patrones de coexistencia entre especies, es prudente seguir explorando los diferentes mecanismos que permiten que un alto número de especies coexistan en una misma localidad.

10. Conclusiones

10.1. Existe un consumo diferencial a diferentes niveles del recurso alimentario entre las diferentes especies que habitan en el PNLL, encontrándose grupos especies que se alimentan de vertebrados, frutas e insectos y dentro del grupo de las especies que se alimentaron de frutas especies especialistas en plantas de los géneros *Piper-Vismia*, especies especialistas en plantas de los géneros *Ficus-Cecropia* y especies generalistas.

10.2. Durante la temporada de lluvia en el PNLL existen cuatro gremios funcionales (insectívoros aéreos de espacios cerrados, insectívoros acechadores, carnívoros y frugívoros) según la utilización del recurso alimentario y la morfología alar de las especies.

10.3. La especialización trófica por parte de los murciélagos frugívoros hacia un grupo de plantas núcleo funciona como un mecanismo que permite la coexistencia entre especies.

10.4. Las diferencias en las estrategias de forrajeo por parte de los murciélagos insectívoros funciona como un mecanismo que permite la coexistencia entre especies.

10.5. La integración entre la dieta y la morfología facilita las comparaciones directas entre especies bajo un marco funcional y de relaciones de nicho.

10.6. Se proporciona evidencia que la morfología alar y la dieta de las diferentes especies juegan un rol importante en la estructura de la comunidad de murciélagos del PNLL.

11. Recomendaciones

11.1. Ampliar los métodos de detección de murciélagos para poder incluir otras especies de esta comunidad que no pudieron ser detectadas a través de las redes de niebla a nivel del suelo.

11.2. Aumentar el esfuerzo de captura para obtener más información acerca de las especies que ocurren en bajas abundancias.

11.3. Se recomienda ampliar el estudio mediante la recolección de información durante la temporada sin lluvias para obtener el patrón de utilización del recurso trófico durante todo un año.

11.4. Se recomienda realizar estudios detallados que permitan cuantificar la fenología frutal y floral de las plantas del PNLL para poder evaluar si existe relación entre los patrones de floración y fructificación con la utilización del recurso por parte de los murciélagos fitófagos.

11.5. Se necesita recabar información acerca de los patrones de riqueza y abundancia de artrópodos durante los períodos de lluvia y sequía en el PNLL para poder explicar de mejor manera los patrones de consumo de los diferentes órdenes de artrópodos.

11.6. Realizar de manera simultánea la colecta de datos en localidades con diferentes condiciones del paisaje para evaluar cómo influyen las condiciones del ambiente en la estructuración de las comunidades y los patrones de coexistencia entre especies.

11.7. Continuar con el estudio de las relaciones entre la morfología y el desempeño de las especies en el medio. Se recomienda añadir nuevas variables morfológicas al análisis para explicar el fenómeno de una manera más completa.

11.8. Se recomienda promover la investigación y la conservación de los murciélagos del país.

12. Bibliografía

1. Abrams P. (1980). *Some comments on measuring niche overlap*. Ecology, 61: 44-49.
2. Aguirre L. (2002). *A structure of neotropical savanna bat community*. Journal of Mammalogy, 83(3): 775-784.
3. Aguirre L., Herrel A., Van Damme R. y Matthysen E. (2002). *Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savanna bat community*. Proceedings of the Royal Society of London, 269: 1271-1278
4. Aguirre L., Herrel, A., Van Damme R. y Matthysen E. (2003). *The implications of food hardness for diets in bats*. Functional Ecology, 17: 201-212.
5. Aldridge H. y Rautenbach L. (1987). *Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats*. Journal of Animal Ecology, 56: 763-778.
6. Arias E., Cadenillas R., y Pacheco V. (2009). *Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes*. Revista Peruana de Biología, 16(2): 187-190.
7. Arita H. (1997). *Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, México*. Journal of Animal Ecology, 66: 83-97.
8. Ávila, C. (2004). *Estudio base para el programa de monitoreo de la vegetación en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá*. (Tesis de Biología). Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

9. Barrientos M. (2006). *Atlas palinológico de las especies más abundantes de la sucesión vegetal en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá*. (Tesis de Biología). Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
10. Begon M., Townsend C. y Harper J. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. (4ed.). Blackwell Publishing, 1-714.
11. Brown J. y Wilson E. (1956). *Character displacement*. *Systematics zoology*, 5: 49-64.
12. Brunet, A. y Wilkinson G. (2009). *Methods for age estimation and the study of senescence in bats*. En: T.H. Kunz (2Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
13. Cajas, J. (2005). *Polen transportado en el pelo de murciélagos nectarívoros en cuatro bosques secos de Guatemala*. (Tesis de Biología). Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
14. Cajas, J. (2005). Anexo fotográfico de semillas.
15. Castro-Luna, A., Sosa, V. y Castillo-Campos G. (2007). *Bat diversity and abundance associated with the degree of secondary succession in a tropical forest mosaic in south eastern Mexico*. *Animal Conservation*, 10: 219-228.
16. Cleveland C., Betke M., Federico P., Frank J., Hallam T., Horn J., López J., McCracken G., Medellín R., Moreno A., Sansone Ch., Westbroock J. y Kunz T. (2006). *Economic value of the pest control service provide by Brazilian free tailed bats in south-central Texas*. *Research Communications*. 4(5): 238-243.
17. Cochran J. y Winemiller K. (2010). *Relationships among hábitat, ecomorphology and diets of cichlids in the Bladen River, Belize*. *Environ Biol Fish*, 88: 143-152.

18. Colwell R. y Futuyma D. (1971). *On the measurement of niche breadth and overlap*. Ecology, 52(4): 567-576.
19. Delgado-Jaramillo M., Machado M., García F. y Ochoa J. (2011). *Murciélagos (Chiroptera: Mammalia) del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: listado taxonómico y estudio comunitario*. Journal of Tropical Biology, 59 (4): 1757-1776.
20. Díaz M., Aguirre L. y Barquez R. Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. Centro de Estudios en Biología Teórica y Aplicada. Cochabamba, Bolivia, 1-94.
21. Dietz Ch., Dietz I. y Siemers B. (2006). *Wing measurements and variation in the five European horseshoe bat species (Chiroptera: Rhinolophidae)*. Journal of Mammalogy, 87(6): 1241-1251.
22. Dumont E. y Swartz S. (2009). *Biomechanical approaches and ecological research for the study of bats*. . En: T.H. Kunz (2Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
23. Fenton M., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M., Merriman, C., Obrist, M., Syme, D. y Adkins, B. (1992). *Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics*. Biotropica, 24: 440-446.
24. (a) Fleming T. (1986). *The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis*. Revista Chilena de Historia Natural, 59: 135-150
25. (b) Fleming T. (1986) *Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats*. En: A. Estrada y T. H. Fleming (Ed.). *Frugivorous and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers.

26. Fleming T., Geiselman C. y Kress J. (2009). *The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective*. *Annals of Botany*, 1-27.
27. Galindo J. (1998). *Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical*. *Acta zoológica Mexicana*, 73: 57-74.
28. Gardner A. (2007). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats*. The University of Chicago Press. Vol (1).USA.
29. Gause G. (1934). *The struggle for existence*. The Johns Hopkins University.
30. Giannini N. y Kalko E. (2004). Trophic structure in a large assemblage of phyllostomids bats in Panama. *Oikos*, 105: 209-220.
31. Goncalves A., Gaona O. y Medellín R. (2008). *Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, México*. *Journal of Mammalogy*, 89(1): 43-49.
32. Grinnell J. (1917). *The niche relationships of the Californian thrasher*. *Auk*, 34, 427-433.
33. Hanski I. (1978). *Some comments on the measurements of niche metrics*. *Ecology*, 59(1): 168-174.
34. Heithaus R., Fleming T. y Opler P. (1975). *Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest*. *Ecology*, 56(4): 841-854.
35. Helversen O. y Winter Y. (2003). *Glossophagine bats and their flowers: Cost and benefits for plants and pollinators*. En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (Ed.). *Ecology of bats*. The University of Chicago Press.
36. Hodgkison, R. Zubaid, A y Kunz, T. (2003). *Fruit bats as seed dispersor and pollinators in a lowland Malaysian rain forest*. *Biotropica*. 35(4): 491-502.

37. Huey R. y Pianka E. (1977). *Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: Mabuya)*. Science, 58: 119-128.
38. Humphrey F., Bonaccorso F. y Zinn T. (1983). Guild structure of surface – gleaning bats in Panama. Ecology, 64(2), 284-294.
39. Hurlbert R. (1978). *The measurements of niche overlap and some relatives*. Ecology, 59(1), 67-77.
40. Hutchinson E. (1957). *Concluding remarks*. Cold Spring Harbor, Symposium of Quantitative Biology, 22: 415-427
41. Hutchinson E. (1959). *Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals*. The American Naturalist, 93(870): 145-159.
42. INAB, CONAP, MAGA y UICN. (2004). *Plan Maestro 2004-2009 del Parque Nacional Laguna Lachuá*, Cobán, Alta Verapaz.
43. Jiménez A. y Hortal J. (2003). *Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios ecológicos*. Revista Ibérica de Aracnología. Zaragoza, España. 8(31): 151-161.
44. Jones G. y Rydell J. (2003). *Attack and defense: Interactions between echolocating bats and their insect prey*. En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (Ed.). *Ecology of bats*. The University of Chicago Press.
45. Kalko E. (1998). *Organization and diversity of tropical bat communities through space and time*. Zoology, 101: 281-297.

46. Kraker, C. (2008). *Comparación de nicho entre dos especies simpátricas de murciélagos del género Carollia (Mammalia: Chiroptera) en Guatemala*. (Tesis de Biología). Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala
47. Krebs C. (1998). *Ecological Methodology*. Segunda edición. Addison Wesley Press. U.S.
48. Kunz T., Braun E., Bauer D., Lobo T. y Flemming T. (2011). *Ecosystem services provided by bats*. Ann. N.Y. Acad. Sci. 1223: 1–38.
49. Lawlor L. (1980). *Overlap, similarity and competition coefficients*. Ecology, 61(2): 245-251.
50. Loayza, A., Ríos, R. y Larrea-Alcázar, D. (2006). Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 7-23.
51. López, J. (1992). *Las comunidades de quirópteros en los volcanes Zunil y Santo Tomás Pecul, Quetzaltenango*. (Tesis de Biología). Escuela de Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
52. López, J. (1996). *Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros en la estación biológica "La Selva", Costa Rica*. Tesis de Maestría. Universidad de Heredia, Costa Rica.
53. López, J. y Vaughan, C. (2004). *Observations on the role of frugivorous bats as seed disperser in Costa Rican secondary humid forests*. Acta Chiropterologica, 6(1): 111-119.
54. López, J. y Vaughan, C. (2007). *Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica*. Revista de biología tropical, 55(1): 301-313.

55. López J. (2001). *Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del monte*. (Tesis de Doctorado). Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad de Buenos Aires.
56. Lou, S. y Yurrita, C. (2005). *Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala*. Acta Zoológica Mexicana, 21(1): 83-94.
57. MAGA y CATIE ESPREDE. (2001). *Base de datos digital de la República de Guatemala a Escala 1: 250,000*. Coordinado por: Unidad de Políticas de Información Estratégica (UPIE-MAGA). Guatemala.
58. McCarthy, T. J. y S. G. Pérez. (2006). *Land and freshwater mammals of Guatemala: faunal documentation and diversity*. Cano, E. (ed.) En: Biodiversidad de Guatemala. Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.
59. Medellín R. y Gaona O. (1999). *Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico*. Biotropica, 31(3): 478-485.
60. Medellín, R., Arita, H. y Sánchez, O. (2008). *Identificación de los murciélagos de México*. Clave de Campo. Instituto de Ecología UNAM. México D.F.
61. Moreno C. y Halfpeter G. (2000). *Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves*. British Ecological Society. Journal of Applied Ecology. 37: 149-158.
62. Moreno, C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México

63. Norberg, U., y Rayner, J. (1987). *Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and Echolocation*. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 316: 335-427.
64. Norberg U. (1994). *Wing design, flight performance and habitat use in bats*. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly (Ed.). *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press.
65. Norberg U. (1998). *Morphological adaptations for flight in bats*. En: T. H. Kunz y P. A. Racey (Ed.). *Bats biology and conservation*. The University of Chicago Press.
66. Obeso J. (1987). *Ecomorfología de una comunidad de Passeriformes en la Sierra de Cazorla, SE de España*. Doñana, Acta Vertebrata, 14: 107-119.
67. Olea-Wagner, A., Lorenzo, C., Naranjo, E., Ortiz, D. y León, L. (2007). *Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos en la selva lacandona, Chiapas, México*. Revista mexicana de biodiversidad 78: 191-200.
68. Patterson, B., Willig, M. y Stevens, R. (2003). *Trophic strategies, niche partitioning and patterns of ecological organization*. En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (Ed.). *Ecology of bats*. The University of Chicago Press.
69. Pérez, S., López, J. y McCarthy T. (2012). *Five New records of bats for Guatemala, with comments on the check list of the country*. Chiroptera Neotropical, 18(1): 1106-1110.
70. Pianka E. (1973). *The structure of lizard communities*. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 53-74.
71. Pianka E. (1974). *Niche overlap and diffuse competition*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71(5): 2141-2145.

72. Pielou E. (1972). *Niche Width and niche overlap: A method for measuring them*. Ecology, 53(4): 687-692.
73. Quinn G. y Keought M. (2002). *Experimental design and data analysis for biologist*. Cambridge University Press. N.Y. USA.
74. Racey, P. (2009). *Reproductive assessment in bats*. En: T.H. Kunz (2Ed.). *Ecological and behaviorial methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA
75. Rathke B. 1976. *Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects*. Ecology, 57: 76-87.
76. Reid, F. (2009). *A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico*. Oxford University Press. New York, USA.
77. Ricklefs R., Cochran D. y Pianka E. (1981). *A morphological analysis of the structure of communities of lizards in desert habitats*. Ecology, 62(6): 1474-1483.
78. Ricklefs R. y Miles D. (1994). *Ecological and evolutionary inferences from morphology: An ecological perspective*. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly (Ed.). *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press.
79. Ricklefs R. y Travis J. (1980). *A morphological approach to the study of avian community organization*. The Auk, 97: 321-338.
80. Rodríguez, M. (2000). *Comunidades de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en potrero, guamil y bosque maduro, Río Dulce, Izabal*. (Tesis de Biología). Departamento de Biología. Facultad de Ciencias y Humanidades. Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.

81. Sale P. (1974). *Overlap in resource use, and interspecific competition*. *Oecologia (Ber.)*, 17, 245-256.
82. Sampaio E., Kalko E., Bernard E., Rodríguez B. y Handley Ch. (2003). *A biodiversity assessment of bats in a tropical lowland rainforest of central Amazonia, including methodological and conservation considerations*. *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, 38(1): 17-31.
83. Sánchez-Casas N. y Álvarez T. (2000). *Palinofagia de los murciélagos del género Glossophaga (Mammalia: Chiroptera) en Mexico*. *Acta zoológica mexicana*, 81: 23-62.
84. Saunders M. y Barklay R. (1992). *Ecomorphology of insectivorous bats: A test of predictions using two morphologically similar species*. *Ecology*, 73(4): 1335-1345.
85. Schoener T. (1974). *Resource partitioning in ecological communities*. *Science, New Series*, 185(4145): 27-39.
86. Simmons N. y Geisler J. (1998). *Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archeonycteris, Hassianycteris and Paleochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in microchiroptera*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Number 235: 1-182.
87. Simmons N. y Voss R. (1998). *The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical rainforest fauna. Part 1. Bats*. *Bulletin American Museum of Natural History*. 237: 1 – 219.
88. Simmons, N. y Conway, T. (2003). *Evolution of Ecological Diversity in Bats*. En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (Ed.). *Ecology of bats*. The University of Chicago Press.
89. Simmons, N. B. (2005). *Order Chiroptera*. In: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. (3ed) (D. E. Wilson and D. M Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, 312-529.

90. Smith E. (1982). *Niche breadth, resource availability and inference*. Ecology, 63(6): 1675-1681.
91. Smith E. y Zaret T. (1982). *Bias in estimating niche overlap*. Ecology, 63(5): 1248-1253.
92. Soriano P., Sosa M, y Rossell O. (1991). *Hábitos alimentarios de Glossophaga longorostris Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos*. Revista de Biología Tropical, 39 (2): 263-268.
93. Stevens R. y Willig M. (2000). *Community structure, abundance and morphology*. OIKOS, 88: 48-56.
94. Swartz S., Freeman P. y Stockwell E. (2003). *Ecomorphology of bats: Comparative and experimental approaches relating structural design to ecology*. En: T. H. Kunz y M. B. Fenton (Ed.). *Ecology of bats*. The University of Chicago Press.
95. Thomson J. y Rusterholz. (1982). *Overlap summary indices and the detection of community structure*. Ecology, 63(2): 274-277.
96. Timm R., LaVal R. y Rodríguez B. (1999). *Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica*. BRENESIA 52: 1-32.
97. Torres J. (2005). *Estructura de una comunidad tropical de murciélagos presente en la cueva El Salitre, Colima, México*. (Tesis de Maestría). Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Itztapalapa.
98. Valle, L. (1997). *Distribución altitudinal de la comunidad de Quirópteros en San Lorenzo, Zacapa, Reserva de la Biosfera Sierra de la Minas, Guatemala*. (Tesis de Biología). Departamento de Biología. Facultad de Ciencias y Humanidades. Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.

99. Vandermeer J. (1972). *Niche Theory*. Annual Review of Ecology and Systematics. 3: 107-132.
100. Vargas A., Aguirre L., Galarza M. y Gareca E. (2008). *Ensamblajes de murciélagos en sitios con diferente grado de perturbación en un bosque montano del Parque Nacional Carrasco, Bolivia*. Mastozoología Neotropical, 15(2): 297-308.
101. Vaughan, T. (1986). *Mamíferos*. (3ed). Interamericana. McGraw-Hill. Mexico D.F
102. Vázquez D. (2005). *Reconsiderando el nicho hutchinsoniano*. Ecología Austral, 15: 149-158.
103. Voigt Ch., Kelm D. Bradley B. y Ortmann S. (2009). *Dietary analysis of plant visiting bats*. En: T.H. Kunz (2Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. USA
104. Wainwright P. (1994). *Functional morphology as a tool in ecological research*. En: P. C. Wainwright y S. M. Reilly (Ed.). *Ecological morphology: Integrative organismal biology*. The University of Chicago Press.
105. Whitaker J., McCracken G. y Siemers B. (2009). *Food habits analysis of insectivorous bats*. En: T.H. Kunz (2Ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
106. Williams K., Perfecto I. y Vandermeer J. (2008). *Bats limit insects in a neotropical agroforestry system*. Science, 320: 70.
107. Wissinger S. (1992). *Niche overlap and potencial for competition and intraguild predation between size-structured populations*. Ecology, 73(4): 1431-1444.

108. Woodward G. y Hildrew A. *Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web*. Journal of Animal Ecology, 71: 1063-1074.

13. Anexos

Anexo fotográfico I: Murciélagos

Phyllostomidae (Stenodermatidae)

*Artibeus lituratus**Artibeus jamaicensis**Platyrhinus helleri**Centurio senex**Chiroderma villosum**Vampyroides caraccioli*

Phyllostomidae (Carollinae)



Carollia sowelli



Carollia perspicillata

Phyllostomidae (Glossophaginae)



Glossophaga soricina



Lichonycteris obscura

Phyllostomidae (Phyllostominae)



Lampronnycteris brachyotis



Mimon cozumelae



Lophostoma evotis



Trachops cirrhosus

Mormoopidae



Pteronotus parnellii



Mormoops megalophylla

Vespertilionidae

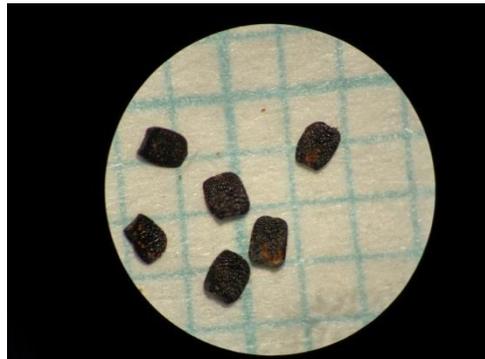
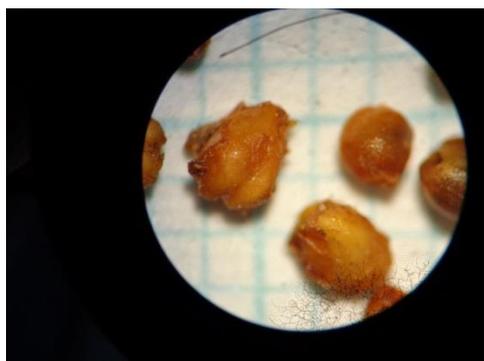


Bauerus dubiaquercus

Emballonuridae



Saccopteryx bilineata

Anexo fotográfico II: Semillas**Piperaceae (*Piper*)***Piper aeruginosibaccum**Piper aduncum***Cecropiaceae (*Cecropia*)***Cecropia obtusifolia**Cecropia peltata***Moraceae (*Ficus*)***Ficus sp. 5**Ficus sp. 2*

Clusiaceae (Vismia)



Vismia camparaguey



Vismia sp.

Solanaceae (Solanum)

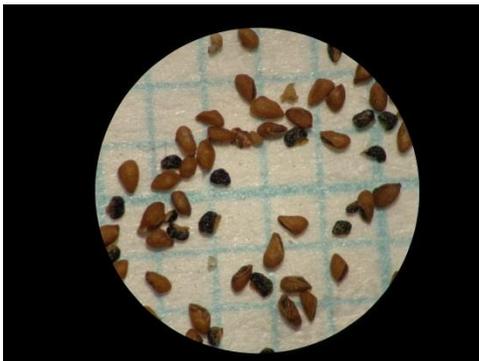


Solanum sp. 1



Solanum sp. 2

Melastomataceae

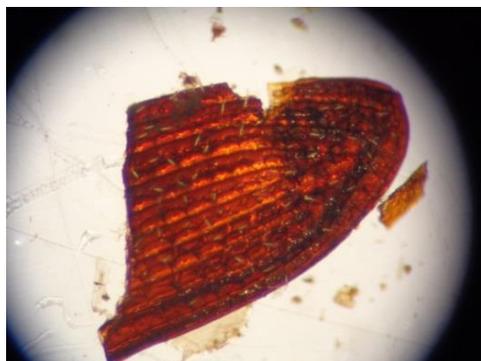


Ossaea trichocalyx y *Clidemia capitellata*



Conostegia xalapensis

Anexo fotográfico III: Restos de insectos



Coleoptera varios

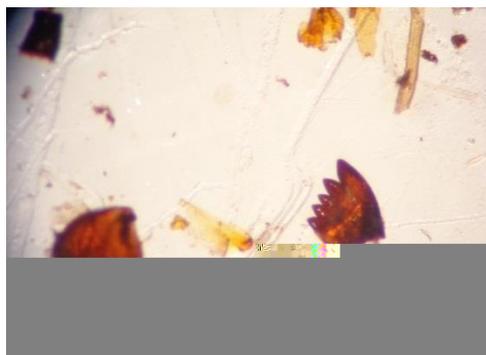


Coleoptera Curculionidae

Coleoptera Dysticidae



Plecoptera



Orthoptera Grillotalpidae

Coleoptera varios

f) 

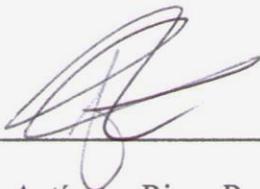
Br. Luis Alfredo Trujillo Sosa

Tesista

f) 

Dr. Jorge Erwin López Gutiérrez

Asesor de Investigación

f) 

Lic. Javier Antipatro Rivas Romero

Revisor de Investigación

f) 

Dr. Sergio Alejandro Melgar Valladares

**Director
Escuela de Biología**

f) 

Dr. Óscar Manuel Cobar Pinto

**Decano
Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia**